ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 89
8
АВГУСТ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2004

© И. В. Татанов

СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ ВИДОВ *BOLBOSCHOENUS* (*CYPERACEAE*) В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ РОДА

I. V. TATANOV. THE COMPARATIVE CARPOLOGY OF *BOLBOSCHOENUS* SPECIES (*CYPERACEAE*) IN THE CONTEXT OF THE GENUS TAXONOMY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: tatanov@DG4972.spb.edu; itatanov@yandex.ru

Поступила 30.03.2004

Проведено изучение морфологии и анатомии плодов и скульптуры их поверхности, а также анатомии семенной кожуры у всех 8 видов рода *Bolboschoenus*, представленных во флоре России и сопредельных государств. Впервые приводятся данные по строению перикарпия *B. schmidii*, *B. planiculmis*, *B. affinis* и *B. popovii*, для всех изученных видов — по строению семенной кожуры, а для *B. maritimus* — по развитию перикарпия и семенной кожуры. Установлено, что морфологические и анатомические признаки плодов и скульптуры их поверхности характеризуются видоспецифичностью, вследствие чего способствуют надежной идентификации видов и служат дополнительным основанием для признания исследованных видов в качестве самостоятельных. Выявлены карпологические признаки, которые могут быть использованы при разработке системы рода и обсуждении вопросов его эволюции. Показано, что семенная кожура у всех исследованных видов рода имеет однообразное строение, и поэтому ее признаки не могут быть использованы в диагностических целях.

Ключевые слова: *Bolboschoenus*, карпология, морфология, анатомия, электронная микроскопия, плод, перикарпий, скульптура поверхности плода, семенная кожура, систематика.

Род *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla — клубнекамыш, насчитывает около 15 видов, распространенных в умеренных и субтропических областях земного шара и относится к числу наименее исследованных в систематическом отношении родов сем. *Cyperaceae*. Имеются большие разногласия в отношении объема рода и трактовки его видов. Существует проблема самостоятельности рода *Bolboschoenus*. К настоящему времени не разработана система рода и не рассматривались вопросы его эволюции.

В отечественной литературе начиная с работ В. К. Дробова (1913) и Р. Ю. Рожевица (1935) род *Bolboschoenus* принимается в качестве самостоятельного (Егорова, 1967, 1976а, б; Кожевников, 1988, 2001; Тимохина, Бондарева, 1990; Татанов, 2003в). В последнее время этот род признают и многие зарубежные авторы (Oteng-Yeboah, 1974; Koyama, 1978, 1980; Hooper, 1985; Browning, Gordon-Gray, 1992, 1993, 1999, 2000; Adams, 1994; Browning et al., 1995, 1996, 1997a, b, 1998a, b; Bruhl, 1995; Goetghebeur, 1998; Kukkonen, 1998, 2001; Hroudová et al., 2001; Hayasaka, Ohashi, 2002; Hroudová, 2002; Smith, 2002). Однако некоторые циперологи продолжают включать *Bolboschoenus* в состав рода *Scirpus* L. s. l. (DeFilipps, 1980; Tucker, 1987), а другие включают его в род *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla (Lye, 1971a, b, 1995; Haines, Lye, 1983; Strong, 1993, 1994; Karlsson, 1997).

Традиционно в целях систематики видов рода *Bolboschoenus* используются такие макроморфологические признаки, как характер соцветия, форма, число и размер колосков, окраска кроющих чешуй, число рылец, наличие или отсутствие при зрелых плодах околоцветных щетинок, форма плода в очертании и поперечном сечении. Некоторые из этих признаков характеризуются изменчивостью, вследствие чего не всегда могут быть использованы в диагностических целях, а также для разработки системы рода.

В связи с этим для изучения систематики рода *Bolboschoenus* возникает необходимость привлечения дополнительных признаков. В последнее время для решения таксономических проблем рода используются карпологические признаки. Так, например, J. Browning и K. D. Gordon-Gray (1993), изучая в Южной Африке растения *Bolboschoenus*, относимые к *B. maritimus* (L.) Palla, выявили у них 2 типа плодов, различающиеся по форме, характеру поверхности и анатомическому строению перикарпия, что в дальнейшем позволило установить (Smith, 1995), что одни из этих растений принадлежат *B. maritimus*, а другие — *B. glaucus* (Lam.) S. G. Smith.

Значение морфологических признаков плодов для целей идентификации видов рода *Scirpus* s. l. (включая виды *Bolboschoenus*) показано в специальных работах A. A. Beetle (1943) и T. Kowal (1958). Эти авторы установили, что изученные ими виды различаются по форме плода в очертании и поперечном сечении, а также характеру поверхности.

Первые данные по анатомическому строению плодов *Bolboschoenus*, относящиеся к *B. maritimus*, содержатся в работе S. Marek (1958). Следует заметить, что приведенные им описание и рисунок перикарпия соответствуют недавно описанному виду *B. laticarpus* Marhold et al. (Marhold et al., 2004).

Исследования плодов *Bolboschoenus maritimus* из Западной Европы, проведенные J. Soják (1958), E. I. Robertus-Koster (1969), T. Norlindh (1972), J. Dostál (1989), Z. Hroudová et al. (1997, 1998), показали значительное их разнообразие по форме на поперечном срезе, характеру поверхности, строению клеток экзокарпия и толщине мезокарпия. Однако в то время указанные авторы не могли правильно идентифицировать материал. В более поздней работе Hroudová et al. (2001), используя в основном признаки морфологии и анатомии плодов, выявила видовой состав рода *Bolboschoenus* на территории Центральной Европы.

Морфологические и анатомические признаки плодов, а также скульптура их поверхности были успешно использованы для выявления видов *Bolboschoenus*, произрастающих в Африке (Browning, Gordon-Gray, 1992, 1993; Browning et al., 1998a, b), Северной Америке (Browning et al., 1995), некоторых регионах Западной Европы (Browning et al., 1996, 1997b), Австралии и Новой Зеландии (Browning et al., 1997a) и Японии (Hayasaka, Ohashi, 2002). Следует также отметить, что признаки плодов позволили указанным авторам высказать предположения о гибридной природе некоторых изученных образцов, а также гибридогенности некоторых видов.

J. Browning и K. D. Gordon-Gray (2000), обобщая обширный материал по карпологии видов *Bolboschoenus*, указывают, что наибольшее значение для их систематики имеют признаки скульптуры поверхности плодов и анатомии их перикарпия. На основании установленной корреляции данных признаков с другими признаками плодов названными авторами были выделены в роде *Bolboschoenus* 3 карпологических элемента, которые объединяют родственные виды. Приведем краткую характеристику этих элементов, а в качестве примеров укажем только те виды, которые встречаются во флоре России и сопредельных государств. Первый элемент: плоды образованы двумя плодолистиками; на поверхности плодов отчетливо видны границы клеток экзокарпия, напоминающие медовые соты; экзокарпий по толщине больше мезокарпия; клетки экзокарпия не содержат кремнеземного тела (*B. affinis* (Roth) Drob., *B. popovii* Egor., *B. planiculmis* (F. Schmidt) Egor.). Второй элемент: плоды только трехгранные; на их поверхности не видны границы клеток экзокарпия; на поперечном срезе клетки экзокарпия мелкие, содержащие кремнеземное тело; экзокарпий по толщине в несколько раз меньше мезокарпия (*B. glaucus*, *B. yagara* (Ohwi) Y. C. Yang et M. Zhan). Третий элемент характеризуется сочетанием признаков первого и второго элементов (*B. maritimus*).

Возможность использования признаков плодов для разграничения *B. maritimus* и *B. glaucus*, а также *B. planiculmis* и *B. maritimus* была установлена и нашими исследованиями, проведенными совместно с Т. В. Егоровой (Егорова, Татанов, 2002, 2003).

Целью настоящей работы было изучение морфологического и анатомического строения плодов, скульптуры их поверхности и анатомического строения семенной кожуры видов *Bolboschoenus*, представленных на территории России и сопредельных государств, а также оценка возможностей использования полученных данных для идентификации видов, подтверждения самостоятельности некоторых видов и разработки системы рода.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили плоды образцов *Bolboschoenus*, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (MHA), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Московского педагогического государственного университета (MOSP), Центрального Сибирского ботанического сада Сибирского отделения РАН (NS), Алтайского государственного университета (Барнаул, SSBG), Института Ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (Киев, KW). Были также использованы сборы, проведенные автором летом 2001—2003 гг. в Нижегородской и Ленинградской областях.

Изучены морфологическое, анатомическое строение и скульптура поверхности плодов, а также анатомическое строение семенной кожуры у 8 видов рода *Bolboschoenus*, произрастающих на территории России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Исследования анатомического строения проведены в 5—7-кратной повторности, а для двух видов (*B. schmidii* и *B. affinis*) — в 3-кратной. Для изучения были взяты плоды из разных пунктов ареала видов.

В связи с тем что зрелые плоды *Bolboschoenus* имеют твердый перикарпий, для получения срезов их предварительно кипятили в воде в течение 30 мин, а затем помещали на 5 сут в размягчающую смесь, состоящую из воды, спирта и глицерина в равных пропорциях. Временные и постоянные препараты готовили по общепринятой методике (Прозина, 1960). Срезы получали в срединной части плода при помощи замораживающего столика и салазочного микротома или бритвой от руки, окрашивали водным раствором сафранина, затем помещали в глицерин или глицерин-желатин. Наличие одревеснения тканей перикарпия определяли посредством реакции на флороглюцин с соляной кислотой. Для выявления кутикулы использовали судан-III, а целлюлозы — хлор-цинк-йод.

Морфологию плодов изучали под бинокулярной лупой МБС-2. Анатомические препараты исследовали под микроскопом МБИ-1, рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-7. Измерения проводили с помощью окуляр-микрометра. Для исследования скульптуры поверхности плодов, а также анатомического строения перикарпия был использован сканирующий электронный микроскоп (СЭМ) модели JSM-35C. Для этого зрелые сухие целые плоды (абаксиальной стороной наружу) и плоды, разрезанные вдоль и поперек их продольной оси в срединной части бритвой от руки (срезом наружу), наклеивали лаком на латунные столики, предварительно обезжиренные спиртом, и напыляли золотом. Срезы перикарпия изучали и фотографировали при увеличении в 200—400 раз, а поверхность плодов при увеличении — в 540 раз.

Для описания строения перикарпия нами применялась общепринятая терминология, а при характеристике скульптуры поверхности — терминология, используемая в работах W. Barthlott (1981), Т. А. Федотовой и Р. Р. Арджановой (1992) и Федотовой (1999).

Для точной идентификации слоев перикарпия и семенной кожуры было проведено исследование их гистогенеза у одного модельного вида — *B. maritimus*. С этой целью в 70 %-м спирте фиксировали цветки до цветения и сразу после начала цветения, затем фиксацию производили через каждые 3 дня вплоть до полного созревания плодов. Материал был собран летом 2003 г. в Ленинградской обл., на побережье Финского залива в окрестностях г. Петродворца.

Список образцов исследованных видов *Bolboschoenus*

B. glaucus (Lam.) S. G. Smith: окр. Волгограда, на берегу Волги, 17 VII 1975, № 258, Е. Егорова, А. Маценко (MHA); [Украина, Крым], Бахчисарайский р-н, близ с. Садовая, р. Кача, 8 VII 1968, № 4857, В. Макаров (LE); Армянская ССР, Арташатский р-н, с. Бурастан, берег р. Аракс, 26 VII 1957, Т. Егорова, А. Барсегян (LE); Узбекская ССР, Ташкентская обл., окр. Паркента, 4 VIII 1960, А. Хохряков (MHA); Киргизская ССР, Нарынский кантон, р. Нарын, 25—30 V [без указания года], И. Выходцев (LE); Таджикистан, сев. склон хр. Петра I, севернее кишлака Якак-Паст, 2 VII 1967, № 4312, Т. Стрижова (LE).

B. yagara (Ohwi) Y. C. Yang et M. Zhan: Московская обл., Серпуховской р-н, Лужки, р. Ока, 16 IX 1958, Штамм (MHA); Тобольская губерния, Сургутский уезд, р. Салым, между юрт. Рымовы и дер. Лемпины, 8 VII 1911, Б. Городков (LE); Енисейская губерния, Канск, 25 VIII 1915, № 43, Ю. Цинзерлинг (LE); Приморский край, о-в Путятин, оз. Гусиное, 4 IX 1982, № 161, Н. Цвелёв (LE); [Украина], Сумская обл., Штеповский р-н, заповедник «Михайловская степь», 19 VI 1964, Хохряков, Мазуренко (MHA).

B. maritimus (L.) Palla: [Мурманская обл.], левый берег р. Варзуги, против пос. Кузомень, в болоте, 31 VIII 1958, № 689, Е. Победимова, Е. Мордак (LE); Ленинградская обл., г. Петродворец, берег Финского залива, 14 VIII 2003, И. Татанов (LE); Московская обл., Коломенский р-н, окр. с. Коробчеево, берег р. Оки, 7 VII 1975, № 10030, А. Октябрева, Н. Кириллина (MW); Алтайский край, Егорьевский р-н, окр. с. Ново-Егорьевка, оз. Горькое, 4 VII 1980, Квасова (SSBG); УССР, Черкасская обл., Чернобаевский р-н, р. Сула, у с. Б. Буромки, 28 VII 1955, Брадис (KW); Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, оз. Марцо, 20 VII 1963, № 699, А. Бобров, Н. Цвелёв (LE); [Казахстан, Джамбульская обл.], оз. Ак-Далты, р. Талас, в песках Муюнкум, 4 IX 1930, № 598, Е. Бобров (LE).

B. schmidii (Raymond) Holub: [Казахстан], Сыр-Дарьинская обл., Чимкентский уезд, Аймурза, 4 VI 1908, № 441, O. Knorring (LE); [Узбекистан, Зеравшанский хр.], луговая терраса правого берега р. Кашка-Дарья, близ г. Китаб, 31 V 1959, № 4541, П. Овчинников (LE); [Туркменистан], Зап. Копетдаг, р. Сумбар, 18 км ниже Айдере, 28 V 1960, № 2980, Г. Проскурякова, А. Еленевский (MOSP).

B. planiculmis (F. Schmidt) Egor.: Нижегородская обл., Пильнинский р-н, с. Жданово, р. Пьяна, VI 2001, И. Татанов (LE); Новосибирская обл., Карасукский р-н, оз. Астрадым, 22 VII 1987, Д. Шауло, А. Красников (NS); Забайкальская обл., Нерчинский уезд, оз. Сухой Байгул, между Нерчей и Куенгой, VIII 1911, В. Сукачев, Г. Поплавская (LE); Ю. Сахалин, Анивский залив, около сел. Синба (Дачное), 12 IX 1948, М. Попов (LE); УССР, Днепропетровская обл., станица Вороневка, пойма р. Самары, 10 VII 1958, Д. Афанасьев (KW); Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, пос. Шурюк, 30 VII 1963, № 1083, А. Бобров, Н. Цвелёв (LE); Киргизская ССР, Ошская обл., Джанги-Джольский р-н, с. Афлатун, 22 VIII 1969, Каден, Лавров (MW).

B. affinis (Roth) Drob.: Таджикистан, долина р. Вахш, к западу от оз. Туганак-Куль, 3 VI 1936, № 170, В. Никитин (LE); там же, урочище Айкуль, р. Вахш, 23 VI 1939, № 274, он же; [Туркменистан], у соленых ключей на Туманных горах, 1832, Karelin (LE).

B. popovii Egor.: Астраханский край, юго-зап. берег оз. Баскунчак, 10 VII 1926, № 1207, М. Ильин, Ю. Григорьев (LE); Алтайский край, Благовещенский р-н, устье р. Кучук, 1 VII 2003, A. Grebenyuk (SSBG); Азербайджанская ССР, Хачмасский р-н, станция Низовая, берег Каспия, 12 VII 1978, С. Клочкова и др. (LE); [Казахстан], Алма-Атинская обл., Балхашский р-н, дельта р. Или, оз. Даурбай-Куль, 19 VII 1957, В. Катанская (LE); Узбекская ССР, Кокандский р-н, кишлак Кара-Курга, 19 VII 1934, № 159, А. Прозоровский (LE).

B. laticarpus Marhold et al.: Калининградская обл., Багратионовский р-н, берег Балтийского моря, близ г. Мамоново, 20 VIII 1995, № 560, В. Голуб, Д. Соколов (MW); Рязанская обл., Спасский р-н, р. Ока, с. Ерахтур, 9 VIII 1977, В. Тихомиров, Т. Дьяченко (LE); близ Оренбурга, 27 VI 1893, Д. Литвинов (LE); [Приморский край], оз. Ханка, сел. Гайворонь, Сантахезы, 20 VII 1913, № 586, В. Комаров (LE); там же, левый берег р. Сучан у Владимиро-Александровска, 4 VII 1913, Булавкина (LE); [Украина], Харьковская обл., Змиевский р-н, р. С. Донец, с. Задонецкое, 3 VIII 1976, Г. Черная (KW); [Молдавия], Бендерский р-н, с. Капанка, р. Днестр, 29 VI 1959, Проскурина (LE).

Результаты исследования

Развитие плода *Bolboschoenus maritimus*

Завязь у *Bolboschoenus maritimus* верхняя, одногнездная, с одним базальным анатропным, крассинуцеллятным, двупокровным семязачатком, образованная 2 или 3 сросшимися плодолистиками, на поперечном срезе неравно двояковыпуклая или выпукло-трехгранная (рис. 1, *1*). Генетический тип гинецея, как и у всех *Cyperaceae*, паракарпный (Артюшенко, Коновалов, 1951; Каден, 1965; Левина, 1967; Тахтаджян, 1982; Артюшенко, Федоров, 1986).

Стенка завязи ко времени оплодотворения на поперечном срезе (рис. 1, *2а*) представлена наружной эпидермой, клетки которой слегка вытянуты в радиальном направлении или квадратные, с тонкими стенками, мезофиллом, состоящим из (4)5—6 рядов паренхимных тонкостенных клеток и внутренней эпидермой, представленной клетками, вытянутыми перпендикулярно продольной оси плода с утолщенными наружной и внутренней периклинальными стенками и тонкими антиклинальными. Следует заметить, что на поперечном срезе границы клеток внутренней эпидермы определить не всегда возможно, лучше всего они видны на продольном срезе (рис. 1, *2б*).

После оплодотворения стенка завязи начинает заметно изменяться (рис. 1, *3а*, *3б*). Клетки наружной эпидермы увеличиваются в размерах, вытягиваются в радиальном направлении, происходит утолщение наружной периклинальной стенки клеток за счет вторичного отложения целлюлозы. Клетки мезофилла также увеличиваются в размерах, вытягиваются в направлении, параллельном продольной оси плода, что хорошо видно на продольном срезе (рис. 1, *3б*), их стенки утолщаются и одревесневают, в результате чего формируются удлиненные склереиды. На поперечном срезе (рис. 1, *3а*) они изодиаметрические. Клетки внутренней эпидермы увеличиваются в размерах, наружная и внутренняя периклинальные стенки сильно утолщаются, антиклинальные остаются тонкими.

В процессе дальнейшего развития (рис. 1, *4а*, *4б*) из стенки завязи уже формируется перикарпий, строение которого характерно для вполне зрелого плода. Наружная эпидерма в перикарпии *B. maritimus* на поперечном срезе представлена клетками, вытянутыми в радиальном направлении, с сильно утолщенной наружной стенкой, на поверхности которой отчетливо заметен толстый слой кутикулы, и более или менее волнистыми антиклинальными стенками. Под эпидермой располагается (4)5—6 рядов склереид с сильно утолщенными оболочками, пронизанными поровыми каналами, ориентированных параллельно продольной оси плода (рис. 1, *4б*). Внутренняя эпидерма состоит из одного ряда сильно вытянутых перпендикулярно продольной оси плода волокнообразных клеток с толстыми стенками (детальное описание анатомического строения плодов *B. maritimus* рассмотрено ниже).

Таким образом, в результате изменений, которые происходят после оплодотворения, из стенки завязи формируется перикарпий, в котором хорошо различимы

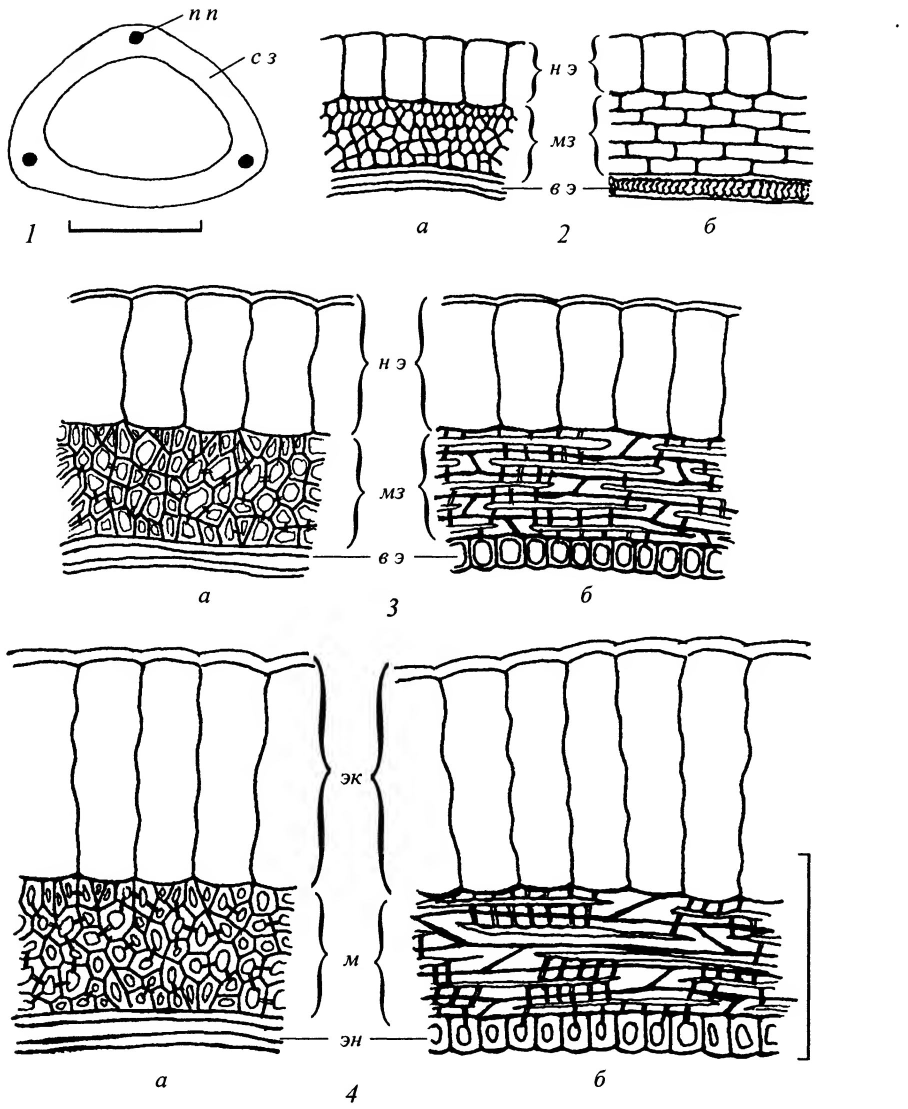


Рис. 1. Развитие перикарпия *Bolboschoenus maritimus*.

1 — форма завязи в поперечном сечении, *2* — строение стенки завязи, *3* — перикарпий незрелого плода, *4* — перикарпий зрелого плода. *а* — поперечный срез, *б* — продольный срез. *в э* — внутренняя эпидерма, *м* — мезокарпий, *мз* — мезофилл, *н э* — наружная эпидерма, *п п* — проводящий пучок, *с з* — стенка завязи, *эк* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий. Масштабная линейка, мм: *1* — 0.5, *2*—*4* — 0.1.

3 слоя: наружная эпидерма, средний слой, образованный несколькими рядами удлиненных склереид, и внутренняя эпидерма, состоящая из волокнообразных клеток. Эти слои принято обозначать как экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий.

Рассмотрим развитие семенной кожуры у *B. maritimus*. Ко времени оплодотворения (рис. 2, *1*) в семязачатке данного вида отчетливо различимы ткани наружного и внутреннего интегументов. Каждый интегумент состоит из 2 рядов клеток: наружной и внутренней эпидермы.

Непосредственно к внутреннему интегументу примыкает эпидерма нуцеллуса. Интегументы разделены между собой и отделены от нуцеллуса слоями кути-

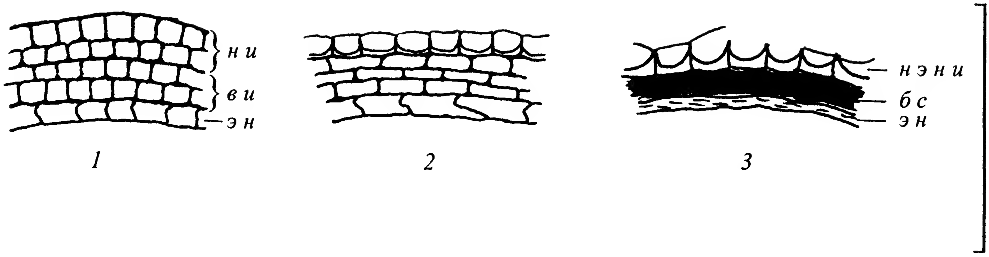


Рис. 2. Развитие семенной кожуры *Bolboschoenus maritimus* (фрагменты поперечных срезов).

1 — строение интегументов, *2* — семенная кожура незрелого семени, *3* — семенная кожура зрелого семени. *б с* — бесструктурный слой, *в и* — внутренний интегумент, *н и* — наружный интегумент, *н э н и* — наружная эпидерма наружного интегумента, *э н* — эпидерма нуцеллуса. Масштабная линейка — 0.1 мм.

кулы. После оплодотворения в интегументах происходят следующие изменения (рис. 2, *2*). В наружном интегументе клетки наружной эпидермы увеличиваются в размерах. Их внутренние периклинальные и антиклинальные стенки слегка утолщаются. Позднее эти клетки сминаются, реже сохраняют свою структуру. Клетки внутренней эпидермы наружного интегумента и все клетки внутреннего уплощаются, облитерируются, образуя бесструктурный волнистый слой. Вместе с интегументами процессам полной дезинтеграции подвергается и эпидерма нуцеллуса или от нее остается тонкая пленка.

В зрелых плодах *B. maritimus* (рис. 2, *3*) семенная кожура очень тонкая, сильно дезинтегрированная, представленная наружным слоем (экзотестой), состоящим из сильно деформированных, реже частично сохраняющих свою структуру клеток с утолщенными внутренними периклинальными и антиклинальными стенками и, как правило, разрушенными, реже сохраняющимися наружными периклинальными и внутренним бесструктурным волнистым слоем, плотно прилегающим к сохраняющимся утолщенным стенкам клеток наружного слоя.

Экзотеста является дериватом наружной эпидермы наружного интегумента, а внутренний бесструктурный слой — дериватом внутренней эпидермы наружного интегумента, а также обеих эпидерм внутреннего интегумента.

Общая характеристика строения плодов представителей *Bolboschoenus*

Плоды клубнекамышей (2)2.5—4(5.5) мм дл.[1] и (1.2)1.5—2.5(2.7) мм шир., с твердым перикарпием, в поперечном сечении плоско-выпуклые, двояковогнутые или неравно двояковыпуклые — если образованы 2 плодолистиками, либо выпукло-трехгранные, остротрехгранные, тупотрехгранные, сжато-трехгранные, иногда с впадинкой на гранях — если образованы 3 плодолистиками. Форма плодов обратнояйцевидная, широко-обратнояйцевидная, продолговато-обратнояйцевидная или эллипсоидальная. Апикальная часть плода может быть закругленной, более или менее усеченной, либо постепенно или резко суженной. Базальная часть плода — узко- или ширококоническая, реже округлая или оттянутая. Основание столбика обычно сохраняется в виде короткого носика. Окраска плодов преимущественно темная (коричневая, темно-коричневая, красновато-коричневая, горчично-коричневая, черноватая), реже более светлая (светло-коричневая, серовато- или беловато-желтоватая).

---

[1] Здесь и в дальнейшем при характеристике плодов отдельных видов указываемая длина плода включает и длину носика.

Перикарпий у видов *Bolboschoenus* состоит из 3 четко выраженных гистологических слоев: экзокарпия, мезокарпия и эндокарпия. У всех видов, кроме *B. planiculmis* и *B. affinis* перикарпий имеет одинаковую толщину по всему периметру поперечного среза плода, за исключением углов, где он немного толще за счет большей высоты клеток экзокарпия, увеличения числа рядов клеток мезокарпия и иногда эндокарпия.

Экзокарпий образован одним рядом эпидермальных клеток, которые на поперечном срезе прямоугольные, вытянутые в радиальном или в тангенциальном направлении, или квадратные. На наружных периклинальных стенках отчетливо заметна кутикула. У клеток, вытянутых в радиальном направлении (*B. maritimus*, *B. schmidii*, *B. planiculmis*, *B. affinis*, *B. popovii*), наружные периклинальные стенки имеют сильное вторичное утолщение, хорошо различимое в виде тонких целлюлозных слоев, немного переходящее на антиклинальные стенки. Антиклинальные стенки тонкие, волнистые. Кремнеземное тело в клетках экзокарпия отсутствует. У квадратных или прямоугольных, слегка вытянутых в тангенциальном или радиальном направлении клеток (*B. glaucus*, *B. yagara*), наблюдается утолщение и наружных периклинальных и антиклинальных стенок. Антиклинальные стенки почти всегда ровные. На внутренних периклинальных стенках расположено кремнеземное тело, которое имеет типичное для *Cyperaceae* строение (Schuyler, 1971; Regonese et al., 1984). Оно состоит из основания, доходящего до антиклинальных стенок, и центрального конического возвышения, часто сопровождаемого мелкими возвышениями (сателлитами).

Мезокарпий состоит из 4—12(13) рядов удлиненных склереид с сильно утолщенными, одревесневшими стенками, пронизанными поровыми каналами. Число рядов склереид для каждого вида является константным признаком и не зависит от размера плода и условий местообитания вида. У большинства видов склереиды ориентированы параллельно продольной оси плода. У некоторых видов (*B. glaucus*, *B. yagara*, *B. laticarpus*) самые внутренние 1—2 ряда склереид, примыкающие к эндокарпию, иногда ориентированы перпендикулярно продольной оси плода. В первом случае на поперечном срезе все склереиды только изодиаметрические, а во втором — склереиды внешней, большей части мезокарпия, изодиаметрические, а внутренней части — (1—2 ряда) — удлиненные, с заостренными концами. На продольном срезе в первом случае все склереиды удлиненные, с заостренными концами, а во втором — склереиды внешней, большей части мезокарпия — удлиненные, с заостренными концами, а внутренней части — изодиаметрические. Склереиды такого типа называют веретеновидными (Rao, Bhupal, 1973; Эзау, 1980). В мезокарпии проходят проводящие пучки. Они расположены в углах плода по одному, и их число соответствует числу плодолистиков. В месте прохождения проводящего пучка количество рядов клеток мезокарпия больше, чем в остальной части перикарпия. Клетки, окружающие пучок, имеют такое же строение, как и в остальной части мезокарпия.

Эндокарпий образован одним рядом сильно вытянутых волокнообразных клеток с толстыми целлюлозными или иногда слабо одревесневающими стенками. Клетки ориентированы перпендикулярно продольной оси плода, вследствие чего их границы на поперечном срезе не видны. На продольном срезе клетки могут иметь квадратную или прямоугольную форму, в последнем случае они слегка вытянуты в радиальном направлении. В зоне проводящего пучка клетки эндокарпия обычно располагаются в 2 ряда. Эндокарпий у всех видов *Bolboschoenus* имеет однообразное строение, поэтому в дальнейшем, при описании видов, его характеристика не приводится.

Скульптура поверхности плодов *Bolboschoenus* образована клетками экзокарпия и характеризуется наличием 2 уровней поверхности (первичная и вторичная скульптуры). Первичная скульптура определяется очертанием клеток экзокарпия, степенью утолщения наружных периклинальных и антиклинальных стенок, а также характером волнистости последних. У клеток, вытянутых в радиальном направлении, с тонкими волнистыми, с поверхности плода вдавленными антиклинальными стенками, наружные периклинальные стенки приподнятые (слегка выпуклые) или на всем протяжении, или только на периферических участках (в местах сочленения с антиклинальными стенками); в последнем случае их центральная часть ровная или с очень слабо выраженной депрессией. Описанная поверхность плода имеет бугорчатую скульптуру, у которой каждый бугорок представляет собой выпуклую наружную периклинальную стенку отдельной клетки экзокарпия (*B. maritimus*, *B. schmidii*, *B. planiculmis*, *B. affinis*, *B. popovii*). У клеток, имеющих на поперечном срезе квадратную или прямоугольную (клетки вытянуты слегка в тангенциальном или в радиальном направлении) форму и утолщенные наружные периклинальные и антиклинальные стенки, первые являются слабо вогнутыми в их полость, либо ровными (плоскими), а вторые — приподнятыми. В данном случае поверхность плода характеризуется ямчатой скульптурой, где ямка — это вогнутая наружная периклинальная стенка отдельной клетки экзокарпия (*B. glaucus*, *B. yagara*). У одного исследованного вида — *B. laticarpus*, скульптура поверхности плода смешанного типа. Она характеризуется наличием на поверхности одного и того же плода участков с бугорчатой и ямчатой скульптурой. У всех видов *Bolboschoenus* клетки экзокарпия, формирующие поверхность плодов, пента-, гекса-, гептагональные, изодиаметрические или слегка удлиненные параллельно продольной оси плода. При бугорчатой скульптуре очертания клеток на поверхности плодов хорошо заметны и образуют рисунок, похожий на медовые соты («honey-comb»: Browning, Gordon-Gray, 1993, 2000; Browning et al., 1997b). Границы клеток могут быть ровными или волнистыми. Если границы волнистые, то наружные периклинальные стенки в местах сочленения с антиклинальными часто имеют небольшие возвышения (например, *B. schmidii*, *B. affinis* и *B. popovii*). На поверхности плодов с ямчатой скульптурой очертания клеток, как правило, неразличимы. Вторичная скульптура поверхности плодов *Bolboschoenus* представлена однородной, относительно толстой кутикулой, без скульптурирования. Необходимо отметить, что скульптуру поверхности плодов можно увидеть с помощью СЭМ (наши исследования проводились при увеличении в 540 раз), тогда как очертания клеток экзокарпия, образующих у ряда видов описанный выше рисунок, хорошо различимы под бинокулярной лупой (при увеличении в 16 или более раз).

Семенная кожура у всех изученных нами видов *Bolboschoenus* имеет в основном такое же строение, как и у *B. maritimus*. Небольшие различия заключаются в степени сохранности клеток наружного слоя семенной кожуры — экзотесты. Как правило, у видов, перикарпий которых состоит из большого числа одревесневших клеток (*B. glaucus*, *B. yagara*), наружный слой семенной кожуры сильно дезинтегрирован и часто отсутствует. У видов с небольшим числом одревесневших клеток и крупными целлюлозными клетками экзокарпия наружный слой семенной кожуры может отчасти сохранять клеточную структуру. В связи с однообразием строения семенной кожуры в дальнейшем при описании видов мы не будем останавливаться на ее характеристике.

Описания плодов представителей *Bolboschoenus*

Приводимые ниже описания содержат данные по морфологии плодов, скульптуре их поверхности и анатомическому строению перикарпия.

1. *B. glaucus* (Lam.) S. G. Smith (табл. I, *1—5*)

Плоды эллипсоидальные или обратнояйцевидные, (2)2.4—3(3.5) мм дл., (1.3)1.5—2(2.4) мм шир., светло- или темно-коричневые, ржаво-коричневые, желтоватые. Апикальная часть плода постепенно суженная, очень редко закругленная, базальная — коническая. Носик 0.2—0.25 мм дл. На поперечном срезе плоды тупо-трехгранные, иногда слегка уплощенные.

Экзокарпий представлен одним рядом мелких, на поперечном срезе квадратных или прямоугольных (вытянутых в тангенциальном, реже слегка в радиальном направлении) клеток. Толщина экзокарпия в 6—8(10) раз меньше остальной части перикарпия. Отношение высоты клеток экзокарпия к их ширине составляет 1 : 1—1.5(2)—1.5(2) : 1. Стенки клеток утолщенные. На поверхности наружных периклинальных стенок находится слой кутикулы. В полости клеток, на внутренних периклинальных стенках, располагается кремнеземное тело. Антиклинальные стенки ровные. Мезокарпий состоит из 7—8 рядов склереид. Все клетки мезокарпия, как правило, ориентированы параллельно продольной оси плода, только иногда клетки 1—2 рядов, примыкающих к эндокарпию, ориентированы так же как и клетки эндокарпия — перпендикулярно. В области прохождения проводящего пучка число рядов клеток мезокарпия 9—11.

Скульптура поверхности плодов *B. glaucus* ямчатая (см. выше). Очертания клеток на поверхности плодов неразличимы.

2. *B. yagara* (Ohwi) Y. C. Yang et M. Zhan (табл. II, *1—6*)

Плоды продолговато-обратнояйцевидные, (3)3.2—4.2(4.5) мм дл., 1.4—2 мм шир., темно-коричневые, черноватые, редко светло-коричневые или желтоватые. Апикальная часть постепенно суженная, реже резко суженная, базальная — коническая или узкоконическая. Носик 0.4—0.7 мм дл. На поперечном срезе плоды имеют форму равностороннего треугольника с прямыми сторонами (гранями) и более или менее острыми углами.

Перикарпий во многом сходен с таковым у предыдущего вида, но отличается несколько большей толщиной в углах плода. Клетки экзокарпия на поперечном срезе квадратные или прямоугольные (вытянутые в радиальном или слегка в тангенциальном направлении). Толщина экзокарпия в 7—12 раз меньше остальной части перикарпия. Отношение высоты клеток экзокарпия к их ширине составляет 1 : 1—1.5—1.5 : 1. Стенки клеток утолщенные. На поверхности наружных периклинальных стенок находится кутикула. В полости клеток, на внутренних периклинальных стенках, имеется кремнеземное тело. Антиклинальные стенки ровные, иногда слегка волнистые. Мезокарпий состоит из 10—12(13) рядов склереид. Клетки 9—11 внешних рядов ориентированы параллельно продольной оси плода, а иногда 1—2 внутренних — перпендикулярно. В области проводящего пучка число рядов склереид 13—15.

Скульптура поверхности плода *B. yagara* такая же, как у *B. glaucus*.

3. *B. maritimus* (L.) Palla (табл. III, *1—6*; рис. 1, *1—4*)

Плоды широко-обратнояйцевидные, обратнояйцевидные, реже продолговато-обратнояйцевидные, (2.3)2.5—3.5(4) мм дл., (1.2)1.5—2.5 мм шир., коричневые, темно- или светло-коричневые, ржаво-коричневые, или черноватые. Апикальная часть плода закругленная или округло-усеченная, базальная — ширококоническая или коническая, реже округлая. Носки 0.2—0.25 мм дл. На поперечном срезе плоды плоско-выпуклые или неравно двояковыпуклые — если образованы двумя плодолистиками, либо выпукло-трехгранные — если тремя.

Экзокарпий представлен одним рядом крупных, сильно вытянутых в радиальном направлении клеток. Толщина экзокарпия в 1.5—2 раза превышает остальную часть перикарпия. Отношение высоты клеток к их ширине составляет 3—4(5) : 1. Наружные периклинальные стенки клеток сильно утолщенные, на их поверхности имеется толстый слой кутикулы. Антиклинальные стенки волнистые. Кремнеземное тело в полости клеток отсутствует. Мезокарпий состоит из (4)5—6 рядов толстостенных склереид, ориентированных параллельно продольной оси плода. В области прохождения проводящего пучка число рядов склереид 8—10.

Скульптура поверхности плода *B. maritimus* бугорчатая. На поверхности плода отчетливо видны очертания клеток, напоминающие медовые соты. Наружные периклинальные стенки иногда со слабо выраженной депрессией в центральной части; границы клеток вдавленные, ровные или слегка волнистые; в местах сочленения наружной периклинальной стенки с антиклинальными имеются небольшие возвышения.

4. *B. schmidii* (Raymond) Holub (табл. IV, *1—5*)

Плоды эллипсоидальные, реже обратнояйцевидные, 3—3.8(4) мм дл., 2—2.5 мм шир., светло- или темно-коричневые, желтовато- или серовато-беловатые, сизовато-серые. Апикальная часть постепенно суженная, базальная — узкоконическая или коническая. Носик 0.4—0.5 мм дл. На поперечном срезе плоды остротрехгранные, тупотрехгранные, реже плоско-выпуклые.

Экзокарпий состоит из одного ряда относительно крупных, но менее сильно вытянутых в радиальном направлении, чем у предыдущего вида, клеток. Толщина экзокарпия в 2—2.5 раза меньше остальной части перикарпия. Отношение высоты клеток экзокарпия к их ширине составляет 2—3 : 1. Кремнеземное тело в полости клеток экзокарпия отсутствует. Мезокарпий состоит из 6—7 рядов склереид. В области прохождения проводящего пучка число рядов склереид 9—10.

Скульптура поверхности плода *B. schmidii* сходна с таковой у *B. maritimus*. Небольшие отличия заключаются в большей выраженности возвышений в местах сочленения наружной периклинальной стенки с антиклинальными.

5. *B. planiculmis* (F. Schmidt) Egor. (табл. V, *1—6*)

Плоды обратнояйцевидные, широко-обратнояйцевидные или продолговато-обратнояйцевидные, (2.5)2.8—3.5(4) мм дл., (1.9)2.3—2.5 мм шир., коричневые, светло-коричневые, горчично-коричневые, серовато- или желтовато-беловатые. Апикальная часть плода закругленная или резко суженная, базальная — коническая или ширококоническая. Носик (0.25)0.3—0.4 мм дл. На поперечном срезе плоды двояковогнутые, посередине на обеих сторонах (редко только на одной — абаксиальной) с впадинкой.

Сравнительные признаки плодов

Признаки	*B. glaucus*	*B. yagara*	*B. maritimus*	*B. schmidii*
Форма плода в очертании	Эллипсоидальная или обратнояйцевидная; апикальная часть постепенно суженная, базальная — коническая	Продолговато-обратнояйцевидная; апикальная часть постепенно суженная, базальная — коническая	Широко-обратнояйцевидная, обратнояйцевидная, продолговато-обратнояйцевидная; апикальная часть закругленная или округло-усеченная, базальная — ширококоническая, коническая, реже округлая	Эллипсоидальная, реже обратнояйцевидная; апикальная часть постепенно суженная, базальная — узкоконическая, коническая
Плод в поперечном сечении	Тупотрехгранный, иногда слегка уплощенный	Остротрехгранный (с плоскими гранями)	Выпукло-трехгранный, плоско-выпуклый или неравно двояковыпуклый	Остро- или тупотрехгранный, реже плосковыпуклый
Размеры плода	(2)2.4—3(3.5) мм дл., (1.3)1.5—2(2.4) мм шир.	(3)3.2—4.2(4.5) мм дл., 1.4—2 мм шир.	(2.3)2.5—3.5(4) мм дл., (1.2)1.5—2.5 мм шир.	3—3.8(4) мм дл., 2—2.5 мм шир.
Скульптура поверхности плода	Ямчатая; на поверхности плодов не видны очертания клеток экзокарпия	То же	Бугорчатая; на поверхности плодов видны очертания клеток экзокарпия, напоминающие медовые соты	То же
Толщина перикарпия в разных участках поперечного среза плода	Одинаковая	» »	То же	» »
Толщина экзокарпия по отношению к толщине остальной части перикарпия	В 6—8(10) раз меньше	В 7—12 раз меньше	В 1.5—2 раза больше	В 2—2.5 раза меньше
Форма клеток экзокарпия на поперечном срезе	Мелкие, квадратные или прямоугольные, вытянутые в тангенциальном, реже в радиальном направлении	Мелкие, квадратные или прямоугольные, вытянутые в радиальном, реже в тангенциальном направлении	Крупные, вытянутые в радиальном направлении	То же
Кремнеземное тело в клетках экзокарпия	Имеется	То же	Отсутствует	» »

представителей *Bolboschoenus*

B. planiculmis	*B. affinis*	*B. popovii*	*B. laticarpus*
Обратнояйцевидная, широко-обратнояйцевидная; апикальная часть закругленная или резко суженная, базальная — коническая, ширококоническая	Продолговато-обратнояйцевидная, обратнояйцевидная; апикальная часть закругленная, реже резко суженная, базальная — коническая или оттянутая	Обратнояйцевидная, широко-обратнояйцевидная, редко овальная; апикальная часть округлая, базальная — коническая, ширококоническая	Широко-обратнояйцевидная, обратнояйцевидная, продолговато-обратнояйцевидная; апикальная часть округлая, реже постепенно суженная или округло-усеченная, базальная — коническая
Двояковогнутый, посередине, на обеих сторонах с впадинкой	Двояковогнутый, посередине, на обеих сторонах с впадинкой, или чаще с плоскими гранями	Плоско-выпуклый или неравно двояковыпуклый	Сжато-трехгранный с округлыми углами и более или менее вогнутыми гранями и плоско-выпуклый
(2.5)2.8—3.5(4) мм дл., (1.9)2.3—2.5 мм шир.	(2.4)2.6—3(3.2) мм дл., (1.7)1.8—2 мм шир.	2.3—2.8(3) мм дл., 1.7—2.2 мм шир.	3.4—3.8 мм дл., 2—2.6 мм шир.
То же	То же	То же	Смешанного типа; на поверхности одного и того же плода имеются участки с бугорчатой и с ямчатой скульптурами
В углах плода значительно больше, чем на сторонах, где находится впадинка	» »	Одинаковая	Одинаковая, иногда в углах плода больше, чем на сторонах, где находится впадинка
В углах плода немного меньше, равна или немного больше, в районе впадинки в 1.5— 2 раза меньше, редко равна	В углах плода равна или немного меньше, в месте впадинки в 2 раза меньше	В 1.5—2 раза больше	В 2.2—3(4) раза меньше
То же	То же	То же	То же
» »	» »	» »	Отсутствует, редко имеется

Признаки	*B. glaucus*	*B. yagara*	*B. maritimus*	*B. schmidii*
Число рядов склереид мезокарпия	7—8	10—12(13)	(4)5—6	6—7

Перикарпий имеет неодинаковую толщину в разных участках поперечного среза плода; в углах плода он значительно толще, чем на сторонах (гранях), где находится впадинка. Экзокарпий состоит из одного ряда вытянутых в радиальном направлении клеток. Толщина экзокарпия в углах плода немного меньше, равна или редко немного больше остальной части перикарпия, а в районе впадинки в 1.5—2 раза меньше, редко — равна. Отношение высоты клеток экзокарпия к их ширине в углах плода составляет 4(5) : 1, по мере продвижения к впадинке уменьшается до 2—2.5 : 1. Кремнеземное тело в полости клеток экзокарпия отсутствует. Мезокарпий состоит из (7)8—9 рядов склереид. В области прохождения проводящего пучка число рядов склереид 11—13.

Скульптура поверхности плода *B. planiculmis* такая же, как у *B. maritimus* и *B. schmidii*, с небольшим варьированием по отдельным признакам. Наружная периклинальная стенка чаще ровная, без явно заметной депрессии и выраженных возвышений в местах сочленения с антиклинальными стенками.

6. *B. affinis* (Roth) Drob. (табл. VI, *1*—*5*)

Плоды продолговато-обратнояйцевидные, обратнояйцевидные, (2.4)2.6—3(3.2) мм дл., (1.7)1.8—2 мм шир., светло- или темно-коричневые, серовато- или желтовато-беловатые. Апикальная часть закругленная, реже резко суженная, базальная — коническая или оттянутая. Носик 0.3 мм дл. На поперечном срезе плоды *B. affinis* отчасти сходны с плодами *B. planiculmis*, но в отличие от последнего вида они слегка (а не явственно) двояковогнутые или, чаще, с плоскими сторонами.

Перикарпий также обнаруживает общие черты с таковым *B. planiculmis*. На поперечном срезе он имеет разную толщину; в углах он несколько больше, чем на сторонах. Экзокарпий состоит из одного ряда клеток, вытянутых в радиальном направлении. Толщина экзокарпия в углах плода равна или немного меньше остальной части перикарпия, а в месте впадинки в 2 раза меньше. Отношение высоты клеток экзокарпия к их ширине в углах плода составляет 4 : 1, а в области впадинки 2—2.5 : 1. Остальные признаки клеток экзокарпия такие же, как и у трех предыдущих видов. Мезокарпий образован 7—9 рядами склереид. В области проводящего пучка число рядов склереид 10—13.

Скульптура поверхности плода *B. affinis* сходна со скульптурой плода *B. maritimus* и *B. schmidii*, но имеет более заметные возвышения в местах сочленения наружной периклинальной стенки с антиклинальными.

7. *B. popovii* Egor. (табл. VII, *1*—*5*)

Плоды обратнояйцевидные, широко-обратнояйцевидные, очень редко эллипсоидальные, 2.3—2.8(3) мм дл., 1.7—2.2 мм шир., светло- или темно-коричневые, серовато- или желтовато-беловатые. Апикальная часть закругленная, базальная — коническая или ширококоническая. Носик 0.2—0.25 мм дл. На поперечном срезе плоды плоско-выпуклые или неравно двояковыпуклые.

Продолжение таблицы

B. planiculmis	*B. affinis*	*B. popovii*	*B. laticarpus*
(7)8—9	7—9	4—6	9—12

Перикарпий характеризуется более или менее одинаковой толщиной по всему периметру поперечного среза плода, за исключением углов, где он немного больше. Клетки экзокарпия имеют такое же строение, как у 4 предыдущих видов. Толщина экзокарпия в 1.5—2 раза больше остальной части перикарпия, реже в углах она немного больше. Отношение высоты клеток экзокарпия к их ширине составляет 3—4(5) : 1. Мезокарпий состоит из 4—6 рядов склереид. Число рядов клеток мезокарпия в области проводящего пучка 7—8.

Скульптура поверхности плода *B. popovii* такая же, как у *B. affinis*.

8. *B. laticarpus* Marhold et al. (табл. VIII, *1*—*6*)

Плоды широко-обратнояйцевидные, обратнояйцевидные, продолговато-обратнояйцевидные, 3.4—3.8 мм дл., 2—2.6 мм шир., светло- или темно-коричневые, черноватые, реже желтоватые. Апикальная часть закругленная, реже постепенно суженная или округло-усеченная, базальная — коническая или ширококоническая. Носик 0.5 мм дл. На поперечном срезе плоды сжато-трехгранные, с округлыми углами и более или менее вогнутыми гранями. Иногда в одном и том же колоске имеются плоско-выпуклые плоды.

Перикарпий по всему периметру поперечного среза плода имеет более или менее одинаковую толщину; иногда в углах плода он немного толще, чем в области впадинки. Клетки экзокарпия, так же как и у 5 предыдущих видов, вытянуты в радиальном направлении. Толщина экзокарпия в 2.5—3(4) раза меньше остальной части перикарпия. Отношение высоты клеток экзокарпия к их ширине составляет в углах 2.5—3 : 1, а в районе впадинки — 2—2.5 : 1. Кремнеземное тело в полостях клеток отсутствует, редко имеется. Мезокарпий состоит из 9—12 рядов склереид. В области проводящего пучка число рядов склереид 13—15.

Скульптура поверхности плодов *B. laticarpus* смешанного типа. На поверхности одного и того же плода, как правило, имеются участки с бугорчатой и ямчатой скульптурой.

Сравнительные признаки плодов описанных выше представителей *Bolboschoenus* приведены в таблице.

Обсуждение результатов

Проведенное исследование показало разнообразие морфологического и анатомического строения плодов, а также скульптуры их поверхности у видов рода *Bolboschoenus*, представленных на территории России и сопредельных государств. Из морфологических признаков диагностическое значение имеет форма плода в очертании и поперечном сечении, форма его апикальной и базальной части, а также форма сторон (граней) и углов. Более таксономически значимыми оказались анатомические признаки: соотношение толщины экзокарпия и остальной части перикарпия, форма и размер клеток экзокарпия, степень утолщения и форма их стенок, наличие или отсутствие кремнеземного тела в клетках экзокарпия, число рядов и ориентация склереид мезокарпия. Скульптура поверхности плодов может быть бугорчатой, ямчатой или смешанного типа.

Основываясь на совокупности выше указанных признаков плодов, мы выделили у исследованных видов *Bolboschoenus* 3 карпологических варианта. Заметим, что эти же признаки послужили J. Browning и K. D. Gordon-Gray (2000) для выделения групп в роде *Bolboschoenus*, названных этими авторами карпологическими элементами.

Приводим краткое описание карпологических вариантов.

1-й вариант. Плоды в поперечном сечении трехгранные. Скульптура поверхности плодов ямчатая. Очертания клеток экзокарпия на поверхности плодов не видны. Клетки экзокарпия на поперечном срезе мелкие, квадратные или прямоугольные, слегка вытянутые в тангенциальном или радиальном направлениях, с утолщенными стенками, на внутренних периклинальных стенках имеется кремнеземное тело.Толщина экзокарпия в 6—12 раз меньше остальной части перикарпия. Мезокарпий состоит из 7—12(13) рядов склереид, ориентированных преимущественно параллельно продольной оси плода, но иногда склереиды 1—2 внутренних рядов ориентированы перпендикулярно. Этот вариант свойствен 2 изученным видам — *B. glaucus* и *B. yagara.*

2-й вариант. Плоды в поперечном сечении плоско-выпуклые, неравно двояковыпуклые, двояковогнутые или трехгранные (у *B. maritimus* и *B. schmidii* в одном и том же колоске могут быть и трехгранные, и плоско-выпуклые плоды). Скульптура поверхности плодов бугорчатая. Очертания клеток экзокарпия на поверхности плодов отчетливо видны и образуют рисунок, сходный с медовыми сотами. Клетки экзокарпия на поперечном срезе крупные, вытянутые в радиальном направлении, с толстыми наружными периклинальными стенками и тонкими и волнистыми антиклинальными. Кремнеземное тело в клетках экзокарпия отсутствует. Толщина экзокарпия в несколько раз больше остальной части перикарпия, реже равна или немного меньше. Мезокарпий состоит из 4—9 рядов склереид, ориентированных параллельно продольной оси плода. Данный вариант характеризуется разнообразием по форме плодов в поперечном сечении и по числу рядов склереид мезокарпия. Однако наличие у этих плодов одинакового строения экзокарпия, практически одинакового соотношения его с остальной частью перикарпия и характерной скульптуры поверхности позволяет отнести рассмотренные плоды к одному варианту. Данный вариант плодов свойствен 5 изученным видам: *B. maritimus*, *B. schmidii*, *B. planiculmis*, *B. affinis* и *B. popovii.*

3-й вариант. Этот вариант характеризуется сочетанием признаков 1-го и 2-го вариантов. Плоды в поперечном сечении сжато-трехгранные, с округлыми углами и более или менее вогнутыми гранями, иногда плоско-выпуклые. Скульптура поверхности плодов смешанного типа. Клетки экзокарпия на поперечном срезе вытянуты, как у второго варианта, в радиальном направлении. Кремнеземное тело в клетках экзокарпия обычно отсутствует. Толщина экзокарпия в 2.2—3(4) раза меньше остальной части перикарпия. Мезокарпий состоит из 9—12 рядов склереид, ориентированных параллельно продольной оси плода. Этот вариант свойствен только одному из исследованных видов — *B. laticarpus*.

Ранее мы отмечали (Татанов, 2003б), что так же как и Z. Hroudová с соавторами (Hroudová et al., 2001) склонны рассматривать растения *B. laticarpus* как самостоятельный вид, возможно гибридного происхождения. Сочетание признаков 1-го и 2-го карпологических вариантов у этого вида свидетельствует в пользу этого предположения. Однако только на основании карпологических признаков *B. laticarpus* трудно установить определенно, какие виды могли быть родительскими. K. Marhold с соавторами (Marhold et al., 2004), используя целый комплекс признаков, в том числе и кариологические данные, установили, что родительскими видами являются *B. yagara* и *B. planiculmis*. Полученные нами данные при исследовании плодов *B. laticarpus*, *B. yagara* и *B. planiculmis* не противоречат мнению указанных авторов.

Сопоставление выделенных нами карпологических вариантов с карпологическими элементами, установленными Browning и Gordon-Gray (2000), показало, что только один из наших вариантов (первый) полностью соответствует одному из их элементов (второму). Второй вариант имеет виды с плодами из 2 плодолистиков, отнесенные Browning и Gordon-Gray к первому карпологическому элементу и 1 вид — *B. maritimus* с плодами из 3—2 плодолистиков, отнесенный ими к третьему элементу. Отнесение к одному варианту (второму) видов *Bolboschoenus* с плодами из 2 и 3 плодолистиков представляется нам вполне обоснованным, поскольку все эти виды объединяет общность целого ряда константных признаков, перечисленных нами выше (см. выше описание второго варианта). Число же плодолистиков может варьировать не только в пределах одного и того же вида (*B. maritimus*, *B. schmidii*), но даже в пределах одного и того же колоска. Третий карпологический вариант, с единственным видом *B. laticarpus*, характеризующимся промежуточными признаками между первым и вторым вариантами, обнаруживает сходство с третьим карпологическим элементом, к которому Browning и Gordon-Gray отнесли гибридные виды — североамериканский *B. novae-angliae* (Britton) S. G. Smith и австралийский *B. medianus* (V. J. Cook) Soják , которые также характеризуются сочетанием признаков двух других элементов. Но к этому же элементу названные авторы отнесли и *B. maritimus*, с чем мы не можем согласиться, так как по всем основным карпологическим признакам он должен быть отнесен ко второму карпологическому варианту.

Установленные нами карпологические варианты обнаруживают взаимосвязь с характером строения соцветий. Виды 1-го и 3-го вариантов имеют зонтиковидное соцветие, 2-го — головчатое, реже зонтиковидное.

Виды, имеющие плоды определенного карпологического варианта, обнаруживают некоторую закономерность в географическом распространении. Так, общий ареал видов с первым карпологическим вариантом охватывает преимущественно территорию Африки, Западной, Средней, Центральной, Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии, а также Австралии, со вторым — в основном территорию Голарктики и отчасти Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии и Австралии. Ареал вида (*B. laticarpus*) с третьим карпологическим вариантом приурочен к зоне интерградации ареалов видов с первым (*B. yagara*) и вторым (*B. planiculmis*, *B. maritimus*) карпологическими вариантами. Последнее обстоятельство может служить еще одним подтверждением в пользу предположения о гибридном происхождении *B. laticarpus* (Hroudová et al., 2001; Татанов, 2003б; Marhold et al., 2004).

Выявленная взаимосвязь карпологических вариантов с признаками строения соцветий и географическим распространением видов позволяет рассматривать обладающие этими вариантами виды как естественные группы, соответствующие, на наш взгляд, таксонам секционного ранга.

Кроме возможности привлечения карпологических признаков для построения системы рода *Bolboschoenus*, и следовательно разграничения видов, относящихся к разным карпологическим вариантам, они могут быть использованы для подтверждения видовой самостоятельности некоторых ранее описанных видов. Так. вид *B. schmidii*, недавно приведенный нами для Средней Азии (Татанов, 2003а). практически не признававшийся со времени его описания и отождествляемый или с *B. ma-*

ritimus, или с *B. affinis*, хорошо отличается от этих видов по форме плодов в очертании и поперечном сечении, толщине перикарпия в разных участках поперечного среза плода, соотношению толщины экзокарпия и остальной части перикарпия и числу рядов склереид мезокарпия (см. таблицу). Карпологические признаки свидетельствуют в пользу видовой самостоятельности *B. popovii*, название которого многими авторами относится в синонимы к *B. affinis*. От последнего вида *B. popovii* отличается формой плода в поперечном сечении, одинаковой толщиной перикарпия по всему периметру поперечного среза плода, соотношением толщины экзокарпия и остальной части перикарпия и числом рядов склереид мезокарпия (см. таблицу).

Карпологические признаки могут быть использованы в целях идентификации видов, самостоятельность которых в основном не вызывает сомнений, но которые часто смешивают из-за их большого габитуального сходства. Например, по признакам строения плодов можно надежно идентифицировать *B. planiculmis* и образцы *B. maritimus* с головчатым, как у первого вида, соцветием (Егорова, Татанов, 2003). А такой специфический признак *B. planiculmis*, как двояковогнутость плода (наличие впадинки на его сторонах), четко отличает этот вид почти от всех остальных представителей *Bolboschoenus*. Очень хорошо различаются по характеру поверхности плодов и анатомическому строению перикарпия виды *B. glaucus* и *B. maritimus*, нередко сходные по строению соцветия.

Признаки плодов *B. glaucus* и *B. yagara* в первую очередь позволили нам идентифицировать эти виды (отличить от *B. maritimus*, за который принимались ранее) и установить их распространение на территории России и сопредельных государств (Егорова, Татанов, 2002; Татанов, 2003б, г).

Следует заметить, однако, что некоторые виды, например *B. popovii* и *B. maritimus* с одной стороны, и *B. planiculmis* и *B. affinis* с другой, могут быть сходны по строению плодов, но хорошо различаться по строению соцветия, форме колосков и окраске кроющих чешуй. Плоды *B. popovii* имеют много общего с плоско- или неравно-двояковыпуклыми плодами *B. maritimus*; у обоих видов экзокарпий в 1.5—2 раза толще остальной части перикарпия, мезокарпий состоит из 4—6 рядов склереид. У *B. planiculmis* и *B. affinis* плоды характеризуются наличием более или менее выраженной впадинки на сторонах плода и мезокарпием, представленным 7—9 рядами склереид.

Исследование анатомического строения семенной кожуры видов *Bolboschoenus* показало, что у всех видов она очень тонкая, как правило, сильно дезинтегрированная, состоит из наружного слоя (экзотесты), представленного деформированными, реже сохраняющими свою структуру клетками и внутреннего бесструктурного слоя, плотно прилегающего к наружному (детальное строение семенной кожуры рассмотрено нами выше).

Строение семенной кожуры весьма однообразно, что не позволяет использовать ее признаки в диагностических целях. Заметим, что подобное строение семенной кожуры имеют и некоторые другие роды сем. *Cyperaceae*, например *Carex* L. (Егорова, Трифонова, 1986), *Kobresia* Willd. (Трифонова, 1986), *Eriophorum* L. (Новоселова, 1994). Мы полагаем, так же как и предыдущие авторы (Егорова, Трифонова, 1986; Егорова, 1999), что наличие сильно дезинтегрированной семенной кожуры у осоковых обусловлено, по всей вероятности, характером их плодов — нераскрывающихся, с развитой механической тканью в перикарпии, и является проявлением специализации.

В литературе нет данных о развитии семенной кожуры у видов *Bolboschoenus*, но они имеются по некоторым другим представителям сем. *Cyperaceae*, в частности *Carex paradoxa* Willd. (=*C. appropinquata* Schum.) и *C. paludosa* Good. (=*C. acutifor-*

mis Ehrh.), *Scirpus lacustris* L. (=*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla) и *S. supinus* L. (=*Schoenoplectus supinus* (L.) Palla) (Wilczek, 1892), *Bulbostilis barbata* Kunth, *Carex wallichiana* Presc. ex Nees (=*C. fedia* Nees), *Cyperus atriculatus* L., *C. niveus* Retz., *Kyllinga triceps* Roottb. (Shah, 1968), *Carex hirta* L. (Вовк, 1985), большому числу видов рода *Carex* (Егорова, Трифонова, 1986). С. K. Shah и А. Г. Вовк указывают, что наружный слой семенной кожуры образован наружной эпидермой наружного интегумента, а внутренний — внутренней эпидермой внутреннего интегумента. Согласно данным E. Wilczek, а также Т. В. Егоровой и С. Н. Трифоновой, наружный слой семенной кожуры формируется из наружной эпидермы наружного интегумента, а внутренний — из остальных тканей наружного интегумента и тканей всего внутреннего интегумента. Указанные авторы отмечают, что ткани, формирующие внутренний слой семенной кожуры, полностью разрушаются, в результате чего он преобразуется в бесструктурную пленку.

Полученные нами данные по развитию семенной кожуры у *B. maritimus* полностью согласуются с данными, приведенными Wilczek, Егоровой и Трифоновой для представителей изученных ими родов.

Плод клубнекамышей сухой, односемянный, нераскрывающийся, с относительно твердым перикарпием. По названным признакам плод *Bolboschoenus* обнаруживает сходство с плодами орех, орешек, семянка, сухая костянка, и поэтому он относился разными авторами к этим морфологическим типам. Плод *Bolboschoenus* определяют как орех (Moore, Edgar, 1970; Wilson, 1981; Lye, 1995; Kukkonen, 1998; Browning, Gordon-Gray, 2000), орешек (Рожевиц, 1935; Гроудова, 1993; Алексеев, 1995), семянка (Дробов, 1913; Гоби, 1921; Beetle, 1943; Ohwi, 1965; Koyama, 1958, 1980; Tucker, 1987; Browning et al., 1997a, b, 1998a, b; Hroudová et al., 1998; Goetghebeur, 1998; Koyama et al., 2000; Hayasaka, Ohashi, 2002; Smith, 2002). Плод сем. *Cyperaceae* в целом называют паракарпной семянкой (Левина, 1967; Артюшенко, Федоров, 1986) и паракарпной сухой костянкой (Каден, 1965).

Как видно из приведенных литературных ссылок, большинство авторов называет плод клубнекамыша семянкой. Анализ литературы, посвященной изучению строения и развития семянок *Compositae* (Меликян, Мурадян, 1975; Чернева, Шурухина, 1979; Сенников, Илларионова, 2001) показал, что перикарпий данного типа плода имеет специализированные ткани — секреторную, механическую, гидроцитную, или перикарпий редуцирован до бесструктурной пленки. Эти признаки (кроме механической ткани) не свойственны перикарпию клубнекамышей и поэтому обозначение их плода как семянка едва ли можно считать правильным. Определение плода осоковых как паракарпная сухая костянка было основано на его сходстве с плодиком шиповника (Каден, 1965). Согласно полученным нами данным, плод клубнекамышей не имеет сходства с данным типом плода. У шиповника несколько наружных рядов клеток перикарпия сформированы тонкостенной паренхимой (Александров, Коновалов, 1947). В околоплоднике клубнекамышей, так же как и многих других родов осоковых, подобная ткань отсутствует. Использование термина орешек для обозначения плода *Bolboschoenus* нам также представляется неправильным. Орешком в литературе по карпологии называют отдельный плодик апокарпного плода — многоорешка (Левина, 1961, 1967; Тахтаджян, 1964, 1980). Плод клубнекамышей отличается от орешка тем, что он имеет ценокарпную (а именно паракарпную) природу, поскольку образован не 1, а 2 или 3 сросшимися плодолистиками. Отличается он от плода орешек и по анатомическому строению перикарпия. У орешков экзокарпий и наружная часть мезокарпия представлены тонкостенными неодревесневшими клетками, а внутренняя часть мезокарпия и эндокарпий — одревесневшими склеренхимными клетками (Александров, Коновалов, 1947; Артюшенко, Коновалов, 1951). У клубнекамышей неодревесневшим остается только экзокарпий, клетки же мезокарпия, а иногда и эндокарпия, одревесневают.

Исходя из ценокарпной природы плода *Bolboschoenus*, а также характера его перикарпия, главной особенностью которого является полностью одревесневающий мезокарпий, мы считаем правильным определить его как орех. Следует также заметить, что известный циперолог Т. В. Егорова (1999) считает орехом плод *Carex*, который имеет аналогичное строение с плодом *Bolboschoenus*.

Перейдем теперь к эволюционной оценке признаков плодов исследованных видов *Bolboschoenus*. Мы считаем, что более примитивными в роде *Bolboschoenus* являются плоды, образованные 3 плодолистиками, а более продвинутыми — 2. Заметим, что такое же мнение в отношении плодов видов рода *Carex* было высказано Т. В. Егоровой (1999). Подобно ряду авторов (Егорова, Трифонова, 1986; Трифонова, 1986; Егорова, 1999), мы полагаем, что перикарпий, образованный большим числом рядов клеток, не дифференцированных или слабо дифференцированных на ткани, является более примитивным, а состоящий из малого числа рядов клеток, дифференцированных на ткани — более продвинутым. Основываясь на этих критериях, наиболее примитивным, и, возможно, исходным, следует считать 1-й из 3 выделенных нами карпологических вариантов. Это согласуется с наличием у видов данного карпологического варианта зонтиковидного соцветия — антелы, которое является более примитивным по сравнению с головчатым соцветием, характеризующим виды со 2-м карпологическим вариантом. Путем сокращения числа плодолистиков от 3 до 2, специализации клеток экзокарпия и редукции числа рядов склереид мезокарпия мог возникнуть 2-й карпологический вариант. Виды, имеющие плоды 2-го карпологического варианта, характеризуются разной степенью эволюционной продвинутости. Более примитивными, по всей видимости, следует считать виды *B. planiculmis*, *B. affinis* и, возможно, *B. schmidii*, мезокарпий которых представлен большим числом склереид, а более продвинутыми — *B. popovii* и *B. maritimus*. Эволюция видов со 2-м карпологическим вариантом плодов проходила в направлении приспособления к гидрохории, что подтверждается наличием у них специализированного, имеющего крупные «воздухоносные» клетки, экзокарпия, выполняющего функцию воздухоносной ткани и способствующего длительной флотации диаспор на поверхности воды (Ridley, 1930; Browning et al., 1995; Hroudová et al., 1997, 1998).

Литературные данные по анатомическому строению плодов видов *Schoenoplectus* (Marek, 1958) позволили нам сравнить их с нашими данными по исследованным видам *Bolboschoenus*. Это представляет специальный интерес в связи с тем, что некоторые авторы рассматривают виды рода *Bolboschoenus* в составе рода *Schoenoplectus* (Lye, 1971a, b, 1995; Haines, Lye, 1983; Strong, 1993, 1994; Karlsson, 1997). Сравнение показало, что виды рода *Schoenoplectus* (*S. triqueter* (L.) Palla, *S. lacustris* (L.) Palla, *S. mucronatus* Palla, *S. tabernaemontani* (Gmel.) Palla, *S. americanus* (Pers.) Volkart) отличаются от видов *Bolboschoenus* мелкими клетками экзокарпия, на внутренних периклинальных стенках которых почти всегда присутствует кремнеземное тело, большим числом рядов склереид мезокарпия и их различной ориентацией, а также тонкостенными клетками эндокарпия. Указанные анатомические различия могут служить дополнительным основанием для признания самостоятельности рода *Bolboschoenus*.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю Т. В. Егоровой за большую помощь, оказанную при проведении исследования и написании данной статьи, Т. А. Федотовой за многочисленные консультации по вопросам морфологии и анатомии плода, а также за критический просмотр рукописи при подготовке ее к печати, Л. А. Карцевой за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49600) и гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ (проект НШ-2198.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Коновалов И. Н. О морфологической сущности костянки и орешка и о природе плода некоторых розоцветных // Сов. бот. 1947. Т. 15. № 5. С. 268—278.

Алексеев Ю. Е. Клубнекамыш приморский // Биологическая флора Московской области. М., 1995. Вып. 11. С. 91—107.

Артюшенко З. Т., Коновалов И. Н. Морфология плодов типа орех и орешек // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 7. 1951. Вып. 2. С. 170—192.

Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л., 1986. 392 с.

Вовк А. Г. Сем. *Cyperaceae* // Сравнительная анатомия семян. Однодольные / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1985. Т. 1. С. 163—166.

Гоби Х. Я. Генетическая классификация плодов семенных растений // Зап. лаб. по семеноведению при Гл. бот. саде. Пг., 1921. Вып. 4. 30 с.

Гроудова З. Bolboschoenus maritimus (L.) Palla — клубнекамыш приморский, бульбокомиш морський, kamyšník přímořsky // Макрофиты — индикаторы изменений природной среды. Киев, 1993. С. 105—109.

Дробов В. К. К систематике рода *Bolboschoenus* Palla (*Scirpus* L. ex parte) и его распространении в Сибири // Тр. Бот. муз. Акад. наук. 1913. Вып. 11. С. 86—96.

Егорова Т. В. Bolboschoenus Palla // Растения Центральной Азии. Л., 1967. Вып. 3. С. 19—22.

Егорова Т. В. Род *Клубнекамыш — Bolboschoenus* (Aschers.) Palla // Флора европейской части СССР. Л., 1976а. Т. 2. С. 93—96.

Егорова Т. В. Род *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla — Клубнекамыш // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1976б. Т. 5. С. 17—20.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., Сент-Луис, 1999. 772 с.

Егорова Т. В., Татанов И. В. Bolboschoenus glaucus (Lam.) S. G. Smith (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб., 2002. Т. 34. С. 34—42.

Егорова Т. В., Татанов И. В. О систематическом положении *Bolboschoenus planiculmis* и *Bolboschoenus koshewnikowii* (*Cyperaceae*) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 133—144.

Егорова Т. В., Трифонова С. Н. Анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры у видов рода *Carex* (*Cyperaceae*) в связи с систематикой и филогенией рода // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1594—1605.

Каден Н. Н. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР // Бот. журн. 1965. Т. 51. № 6. С. 775—787.

Кожевников А. Е. Род Клубнекамыш — *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 187—190.

Кожевников А. Е. Сытевые (семейство *Cyperaceae* Juss.) Дальнего Востока России (современный таксономический состав и основные закономерности его формирования). Владивосток, 2001. 275 с.

Левина Р. Е. О классификации и номенклатуре плодов // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 4. С. 488—495.

Левина Р. Е. Плоды. Саратов, 1967. 215 с.

Меликян А. П., Мурадян Л. Г. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 8. С. 1123—1133.

Новоселова М. С. Анатомическое строение плодов видов рода *Eriophorum* (*Cyperaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 106—109.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1962. 206 с.

Рожевиц Р. Ю. Клубнекамыш — *Bolboschoenus* Palla // Флора СССР. Л., 1935. Т. 3. С. 55—57.

Сенников А. Н., Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок видов рода *Hieracium* (*Asteraceae*) и близких родов // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 47—59.

Татанов И. В. Bolboschoenus schmidii (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Средней Азии // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 2. С. 97—100.

Татанов И. В. Критические заметки о видах *Bolboschoenus desoulavii* (Drob.) A. E. Kozhevnikov и *Bolboschoenus yagara* (Ohwi) Y. C. Yang et M. Zhan (*Cyperaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2003б. Т. 35. С. 51—62.

Татанов И. В. Род *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) России и сопредельных государств // Ботанические исследования в Азиатской части России: Матер. XI съезда Русского ботанич. общ-ва (18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул). Барнаул, 2003в. Т. 1. С. 293—294.

Татанов И. В. О распространении *Bolboschoenus glaucus* (*Cyperaceae*) в Восточной Европе // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 106—111.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Плод // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 91—96.

Тахтаджян А. Л. Подкласс Лилииды (*Liliidae*). Пор. 8. Осоковые (*Cyperales*) // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 46—47.

Тимохина С. А., Бондарева Н. В. Bolboschoenus (Ascherson) Palla — Клубнекамыш // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 3. С. 22—23.

Трифонова С. Н. Сравнительная анатомия плодов видов рода *Kobresia* (*Cyperaceae*) и ее значение для систематики // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1206—1211.

Федотова Т. А. Методологические аспекты изучения поверхности семени на примере семейства *Rubiaceae* s. l. // Регуляция роста, развития и продуктивности растений. Матер. Международн. научн. конф., Минск, 9—11 ноября 1999 г. Минск, 1999. С. 116—117.

Федотова Т. А., Арджанова Р. Р. Морфология семени рода *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 5. С. 1—16.

Чернева О. В., Шурухина Е. А. Анализ анатомических структур покровов семянки рода кузиния (*Cousinia* Cass., *Asteraceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1738—1749.

Эзау К. Анатомия семенных растений / Пер. с англ. А. Е. Васильева; под ред. А. Л. Тахтаджяна. Кн. 1—2. М., 1980. 558 с.

Adams C. D. Bolboschoenus (Asch.) Palla // G. Davidse et al. (eds.). Flora Mesoamericana. Mexico, 1994. Vol. 6. P. 449.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspect // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Beetle A. A. A key to the North American species of the genus *Scirpus* based on achene characters // Amer. Middl. Nat. 1943. Vol. 29. N 2. P. 533—538.

Browning J., Gordon-Gray K. D. Studies in *Cyperaceae* in southern Africa. 19: The genus *Bolboschoenus* // South. Afr. J. Bot. 1992. Vol. 58. N 5. P. 380—385.

Browning J., Gordon-Gray K. D. Studies in *Cyperaceae* in southern Africa. 21: The taxonomic significance of the achene and its embryo in *Bolboschoenus* // South. Afr. J. Bot. 1993. Vol. 59. N 3. P. 311—318.

Browning J., Gordon-Gray K. D. The inflorescence in southern African species of *Bolboschoenus* // Ann. Bot. Fenn. 1999. Vol. 36. N 2. P. 81—97.

Browning J., Gordon-Gray K. D. Patterns of fruit morphology in *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) and their global distribution // South. Afr. J. Bot. 2000. Vol. 66. N 1. P. 61—71.

Browning J., Gordon-Gray K. D., Smith S. G. Achene structure and taxonomy of North American *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) // Brittonia. 1995. Vol. 47. N 4. P. 433—445.

Browning J., Gordon-Gray K. D., Smith S. G. Achene morphology and pericarp anatomy of the type specimens of the Australian and New Zealand species of *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) // Austral. Syst. Bot. 1997a. Vol. 10. N 1. P. 49—58.

Browning J., Gordon-Gray K. D., Smith S. G., Staden J. van. Bolboschoenus yagara (*Cyperaceae*) newly reported for Europe // Ann. Bot. Fenn. 1996. Vol. 33. N 2. P. 129—136.

Browning J., Gordon-Gray K. D., Smith S. G., Staden J. van. Bolboschoenus maritimus s. l. in the Netherlands: a study of pericarp anatomy based on the work of Irene Robertus-Koster // Ann. Bot. Fenn. 1997b. Vol. 34. N 2. P. 115—126.

Browning J., Gordon-Gray K. D., Smith S. G., Staden J. van. Bolboschoenus glaucus (*Cyperaceae*) with emphasis upon Africa // Nord. J. Bot. 1998a. Vol. 18. N 4. P. 475—482.

Browning J., Gordon-Gray K. D., Staden J. van., Ward C. J. Studies in *Cyperaceae* in southern Africa. 35: A field study of *Bolboschoenus maritimus* s. l. in a western Cape wetland // South. Afr. J. Bot. 1998b. Vol. 64. N 1. P. 70—81.

Bruhl J. J. Sedge genera of the world: relationships and a new classification of the *Cyperaceae* // Austral. Syst. Bot. 1995. Vol. 8. N 2. P. 125—305.

DeFilipps R. A. Scirpus L. / Ed. by T. G. Tutin et al. Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 277—280.

Dostál J. Nová květena ČSSR. Praha, 1989. Vol. 2. 1551 p.

Goetghebeur P. Cyperaceae / Kubitzki K. (ed.). The families and genera of vascular plants. Berlin, 1998. Vol. 4. P. 141—190.

Haines R. W., Lye K. A. The Sedges and Rushes of East Africa. Nairobi, 1983. 404 p.

Hayasaka E., Ohashi H. Achene gross morphology and pericarp anatomy of Japanese *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) // J. Jap. Bot. 2002. Vol. 7. N 1. P. 9—23.

Hooper S. S. Bolboschoenus Asch. ex Palla / Ed. by C. C. Townsend, E. Guest. Flora of Iraq. Baghdad, 1985. Vol. 8. P. 374—378.

Hroudová Z. *Bolboschoenus* Palla — kamyšník // Klič ke květeně České republiky. Praha, 2002. P. 794—795.

Hroudová Z., *Moravcová L., Zákravský P.* Effect of anatomical structure on the buoyancy of achenes of two subspecies of *Bolboschoenus maritimus* // Folia Geobot. Phytotax. (Praha). 1997. Vol. 32. N 4. P. 377—390.

Hroudová Z., *Moravcová L., Zákravský P.* Differentiation of the Central European *Bolboschoenus* taxa based on fruit shape and anatomy // Thaizia, J. Bot. Košice. 1998. N 8. P. 91—109.

Hroudová Z., *Moravcová L., Zákravský P., Ducháček M.* Rod *Bolboschoenus* — kamyšník v České republice // Zprávy Čes. Bot. Společ. 2001. Ročnik 36. Čislo 1. P. 1—28.

Karlsson T. Förteckning över svenska kärlväxter // Svensk Bot. Tidskr. 1997. Vol. 91. H. 5. P. 241—560.

Kowal T. Studia nad morfologiją owoców europejskich rodzajów podrodzin *Scirpoideae* Pax, *Rhynchosporoideae* Aschers. et Graebn. i części *Caricoideae* Pax // Monograph. Bot. Warszawa. 1958. T. 6. P. 97—177.

Koyama T. Taxonomic study of the genus *Scirpus* Linné // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3 (Bot.). 1958. Vol. 7. Pt 6. P. 271—366.

Koyama T. Bolboschoenus // Flora of Taiwan. Taipei, 1978. Vol. 5. P. 206—207.

Koyama T. The genus *Bolboschoenus* Palla in Japan // Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto). 1980. Vol. 31. N 4—6. P. 139—148.

Koyama T., Kuoh C.-S., Leong W.-C. Cyperaceae // Flora of Taiwan. Ed. 2. Taipei, 2000. Vol. 5. P. 191—317.

Kukkonen I. Bolboschoenus / K. H. Rechinger. Flora iranica. Flora des iranischen Hohlandes und der umrahmenden Gebirge. Graz, 1998. N 173. P. 16—21.

Kukkonen I. Bolboschoenus / Ed. by S. I. Ali, M. Qaiser. Flora of Pakistan. Karachi, 2001. Vol. 206. P. 9—12.

Lye K. A. A modern concept of the genus *Scirpus* L. // Blyttia. 1971a. Bd 29. H. 3. P. 141—147.

Lye K. A. Studies in African *Cyperaceae* 3. A new species of *Schoenoplectus* and some new combinations // Bot. Not. 1971b. Vol. 124. N 2. P. 287—291.

Lye K. A. Schoenoplectus Palla / Ed. by M. Thulin. Flora of Somalia. Kew, 1995. Vol. 4. P. 101—104.

Marek S. Studia nad anatomią owoców europejskich rodzajów podrodzin: *Scirpoideae* Pax, *Rhynchosporoideae* Aschers. et Graebn. i części *Caricoideae* Pax // Monograph. Bot. Warszawa. 1958. T. 6. P. 151—190.

Marhold K., Hroudová Z., Ducháček M., Zákravský P. The *Bolboschoenus maritimus* group (*Cyperaceae*) in Central Europe, including *B. laticarpus* spec. nova // Phyton. 2004 (in press).

Moore L. B., Edgar E. Flora of New Zealand. Wellington, 1970. Vol. 2. 354 p.

Norlindh T. Notes on the variation and taxonomy in *Scirpus maritimus* complex // Bot. Not. 1972. Vol. 125. N 1. P. 397—405.

Ohwi J. Cyperaceae Japonicae. II // Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ., Ser. B. 1944. Vol. 18. N 1. P. 1—182.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

Oteng-Yeboah A. A. Taxonomic studies in *Cyperaceae—Cyperoideae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1974. Vol. 33. N 2. P. 311—316.

Rao T. A., Bhupal O. P. Typology of sclereids // Proc. Indian Acad. Sci. 1973. Vol. 77. N 2. Section B. P. 41—55.

Regonese A.-M., Guanglianone E. R., Strittmatter C. D. Desarrollo del pericarpio con cuerpos de silice de dos especies de *Rhynchospora* Vahl. (*Cyperaceae*) // Darwiniana. 1984. Vol. 25. N 1—4. P. 27—41.

Ridley H. N. The dispersal of plants throughout the world. Kent, 1930. 744 p.

Robertus-Koster E. I. Differentiatie van *Scirpus maritimus* L. in Nederland // Gorteria. 1969. Vol. 4. N 11. P. 193—200.

Schuyler A. E. Scanning electron microscopy of achene epidermis in species of *Scirpus* (*Cyperaceae*) and related genera // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1971. Vol. 123. N 2. P. 29—52.

Shah C. K. Development of pericarp and seed coat in the *Cyperaceae* // Nat. Canad. 1968. Vol. 95. N 1. P. 39—48.

Smith S. G. New combinations in North American *Schoenoplectus*, *Bolboschoenus*, *Isolepis* and *Trichophorum* (*Cyperaceae*) // Novon. 1995. Vol. 5. P. 97—102.

Smith S. G. Bolboschoenus (Ascherson) Palla / Ed. by Flora of North America Editorial Committee. Flora of North America north of Mexico. New York, 2002. Vol. 23. P. 37—44.

Soják J. Klíč k určení plodů našich Cyperaceí (excl. *Carex*) // Preslia. 1958. Vol. 30. N 1. P. 43—58.

Strong M. T. New combinations in *Schoenoplectus* (*Cyperaceae*) // Novon. 1993. Vol. 3. N 3. P. 202—203.

Strong M. T. Taxonomy of *Scirpus*, *Trichophorum*, and *Schoenoplectus* (*Cyperaceae*) in Virginia // Bartonia. 1994. Vol. 58. P. 29—68.

Tucker G. C. The genera of *Cyperaceae* in the Southeastern United States // J. Arn. Arb. 1987. Vol. 68. N 4. P. 361—445.

Wilczek E. Beiträge zur Kenntniss des Baues der Frucht and des Sames der *Cyperaceae* // Bot. Centralbl. 1892. Bd 51. N 5—9. S. 129—138, 193—201, 225—233, 257—265.

SUMMARY

The comparative study of both morphology and anatomy of fruits and their surface sculpture, and also of seed coat anatomy has been carried out for all the 8 species of the genus *Bolboschoenus* of the flora of Russia and adjacent states. Given for the first time are data on the pericarp structure of *B. schmidii*, *B. planiculmis*, *B. affinis*, and *B. popovii*, data on the seed coat structure of all the studied species, and also on the development of pericarp and seed coat of *B. maritimus*. It has been shown, that morphological and anatomical features of fruits and their surface sculpture are characteristic for each species and therefore can be used for reliable identification of the species, and give additional arguments for recognition of all the studied taxa as separate species. Carpological characters have been revealed, which can be used to create a system of the genus *Bolboschoenus*, and to discuss the evolutionary problems of the genus. The seed coat has been shown to have a uniform structure, so its characters are not of use for diagnostic purposes.

УДК 581.526.42

© В. И. Василевич

ЕЛОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH. SPRUCE-HARDWOOD FORESTS IN THE NORTH-WESTERN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 30.01.2004

В группе елово-широколиственных лесов (сложных ельников) выделены 6 ассоциаций по участию в древесном ярусе или подросте широколиственных древесных пород: ельник лещиновый, ельник липовый, ельник с дубом, ельник с кленом, ельник с ильмом и ельник с ясенем. Только первые 2 ассоциации довольно часто встречаются на северо-западе Европейской России. Обе можно подразделить на 2 субассоциации, различающиеся преобладанием в травяном ярусе неморальных или бореальных видов. Ельник с ильмом и ельник с ясенем отличаются значительным обилием гигромезофитов и приурочены к местообитаниям с обильным проточным увлажнением.

Ключевые слова: еловые леса, классификация растительности, Северо-Запад Европейской России.

Елово-широколиственные леса представляют собой самую сложную для классификации группу еловых лесов, так как кроме травяно-кустарничкового и мохового ярусов, виды которых используют при классификации, появляется еще ярус кустарников и подроста широколиственных пород деревьев, который также необходимо учитывать. Широколиственные породы могут находиться как в подросте, так и в древесном ярусе, встречаются во всевозможных комбинациях, что еще более усложняет классификацию этих лесов. Широколиственные породы деревьев внедряются в разные типы местообитаний (Киселева, 1971) и образуют сочетания с разными видами травяного яруса. Если придерживаться чисто доминантного подхода при классификации этих лесов, то можно выделить очень много синтаксонов, которые не будут иметь каких-либо ощутимых различий по условиям местообитания и флористическому составу. Да и охарактеризовать их все достаточно большим числом описаний невозможно.

Ельники со значительным участием широколиственных пород во втором ярусе или подлеске В. Н. Сукачев (1931) относил к группе ассоциаций — ельники сложные (Piceeta composita). Он выделил в пределах этой группы ряд ассоциаций по преобладанию во втором ярусе или подлеске разных широколиственных пород (Piceetum tiliosum, Piceetum quercetosum и т. д.). В дальнейшем эта традиция сохранялась, хотя и наметилась тенденция более узкого понимания ассоциаций.

Елово-широколиственным лесам отводится важная роль при районировании растительного покрова. Выделяется подзона хвойно-широколиственных лесов, которая занимает очень большую территорию в Европейской России.

В эту группу были включены те сообщества ельников, в которых широколиственные породы имеют проективное покрытие хотя бы 3—5 % в подросте или только присутствуют в древостое. Для разделения на части совокупности описаний елово-широколиственных лесов за основу были взяты виды широколиственных пород. Когда встречалось несколько таких видов, описание относили к группе по наиболее обильному виду. Исключение делалось для редко встречающихся видов (ильма, клена, дуба, ясеня).

Нигде на Северо-Западе Европейской России сложные ельники не образуют больших массивов, а распространены небольшими участками среди других типов ельников и мелколиственных лесов. Часто они встречаются на склонах разных экспозиций. На всей территории Северо-Запада их нельзя считать зональным типом растительности.

Ельник лещиновый (Corylo–Piceetum)

Наибольшим числом описаний, собранных нами в основном на территории Северо-Запада (Ленинградская, Псковская и Новгородская области), представлен ельник лещиновый (см. таблицу). Он был разделен на 2 группы: первая отличается высоким обилием неморальных трав, а вторая — преобладанием видов бореальных кисличников.

Флористическая характеристика елово-широколиственных лесов

	Ассоциация							
	Tilio—Piceetum		Corylo—Piceetum		Querco—Piceetum	Ulmo—Piceetum	Acero—Piceetum	Fraxino—Piceetum
	субассоциация							
	Неморальная	Бореальная	Неморальная	Бореальная				
Число описаний	18	8	39	12	5	4	8	3
Древостой								
Сомкнутость крон	0.7	0.8	0.7	0.7	0.6	0.6	0.7	0.7
Picea abies	08 100	07 100	09 100	09 100	07 100	09 100	07 100	0.8 3
Populus tremula	60	02 62	01 59	33	01 80	25	02 87	1
Quercus robur	11		20	8	01 40		12	
Betula pendula	44	01 50	46	42	01 80	25	01 62	
Acer platanoides	17						25	1
Tilia cordata	17	25	5	16				1
Ulmus glabra	5					25		
Alnus incana	5	5	8	16				
Fraxinus excelsior								0.1 3
Pinus sylvestris	5	5			20		25	1
Alnus glutinosa	17		10					
Sorbus aucuparia			15					
Salix caprea	5		20					
Подрост								
Acer platanoides	2 44	2 25	54	50	20	3 50	23 100	2
Tilia cordata	30 94	25 100	1 20	8	20	25	2 38	1
Fraxinus excelsior	5	12	2	16		1 50	12	1 1
Picea abies	1 72	4 75	2 79	3 75	7 100	3 75	50	
Ulmus glabra	5	12	2			11 100	12	
Quercus robur	17		33	8	4 80	50	50	

Продолжение таблицы

	Ассоциация															
	Tilio—Piceetum				Corylo—Piceetum				Querco—Piceetum		Ulmo—Piceetum		Acero—Piceetum		Fraxino—Piceetum	
	субассоциация															
	Неморальная		Бореальная		Неморальная		Бореальная									
Число описаний	18		8		39		12		5		4		8		3	
Populus tremula		22		50		18		33		60		25		25		
Alnus incana	1	11		38		18		16	4	20		25	1	12		1
Betula pendula				12		2		16								1
Pinus sylvestris						10		25								
Подлесок																
Corylus avellana	5	67		25	30	100	13	100	13	80		25	3	62	3	2
Sorbus aucuparia	3	77	4	88	3	87	3	92	1	100	6	100	7	87	4	3
Lonicera xylosteum	2	39		38	1	72	1	83		80		75	1	75		2
Viburnum opulus		39		12		33		33		20		50		38		1
Daphne mezereum		17		12		28		42		20		25		62		2
Padus avium		22		38		28		50		20				12		2
Euonymus verrucosa		22				13		8						25		
Frangula alnus		22		12		20		8	3	60				12		2
Ribes alpinum		10		12		18		25		20	6	25				1
Травяной ярус																
Oxalis acetosella	22	94	21	88	25	97	18	75	45	80	35	100	24	100	20	3
Maianthemum bifolium		67		88		64	1	58	1	60	1	50	1	50	2	3
Solidago virgaurea		56		62		72		42		80		50		87		2
Melica nutans		50		38		51		58		60		60		62		3
Carex digitata		50		25		56		67		40		50		87		1
Fragaria vesca		39		25		54		75		60		25		25		1
Viola mirabilis		28		12	1	26	1	33	1	20		25		25		2
Rubus idaeus		50	2	38	1	69	1	58	1	40	1	50	1	50		2
Anemone nemorosa	2	44	2	50	6	76	7	58	3	60		50	3	75	3	3
Stellaria holostea	4	72	1	25	3	82	2	58	2	40	1	75	3	62		1
Hepatica nobilis	5	78		25	7	90	2	58	5	40	4	75	4	50		
Galeobdolon luteum	14	78	1	25	12	74	5	75	3	40	15	100	4	50		2
Aegopodium podagraria	6	78	2	62	11	68	2	50	9	40	8	75	2	62		
Pulmonaria obscura	4	33		38	4	46	2	42	1	20	1	25	8	87		1
Lathyrus vernus	2	50		25	1	28		25	1	40		25	1	50		1
Asarum europaeum	2	50			2	51		33	2	20	1	75	3	62	1	1
Dryopteris filix-mas	1	39			1	51		8		20	1	50		38		1
Stellaria nemorum	2	33		25	3	38	1	25		20	1	50	6	25		1
Ranunculus cassubicus		17				18		33		40		25				2
Galium odoratum	3	22		38		8							1	38		1
Mercurialis perennis		5			1	5			1	20	1	50		12	3	1
Carex pilosa	3	17				5		8					1	12		
Lathyrus laevigatus		11				10							1	12		
Geum urbanum		22		12		30		25						12		
Mycelis muralis		5				20		8						12		
Trientalis europaea		28		88		36		33		60				25		2
Orthilia secunda		5				10		17		20		25		25		

Продолжение таблицы

	Ассоциация															
	Tilio—Piceetum				Corylo—Piceetum				Querco—Piceetum		Ulmo—Piceetum		Acero—Piceetum		Fraxino—Piceetum	
	субассоциация															
	Неморальная		Бореальная		Неморальная		Бореальная									
Число описаний	18		8		39		12		5		4		8		3	
Vaccinium vitis-idaea		17		25		20		25		40				25		1
Pteridium aquilinum		17				18				40		25		25		1
Convallaria majalis		44	3	50	1	46	1	67	2	80	2	50	3	87		1
Calamagrostis arundinacea		44	1	50	1	35	6	50	20	1	1	50		50		
Rubus saxatilis	2	55	2	87	4	82	11	83	2	100	3	75	4	75	5	3
Equisetum sylvaticum		39	2	75		31	2	42		40		25		25		1
Luzula pilosa		33		62		51		58		50		80		75		2
Athyrium filix-femina	1	39	13	87	1	46	9	42		20			2	50		1
Vaccinium myrtillus		28		50	1	38	4	50	1	60	1	50			3	1
Dryopteris carthusiana		55	10	75		64		42		60		75	1	50	7	2
D. austriaca		28	5	75	1	26				40	2	25		25		
Milium effusum		50		87		23		8		40		25		62		2
Equisetum pratense		17	4	62		23		25				20		12	1	2
Phegopteris connectilis		22	1	50		5		8						12		1
Urtica dioica		28		62		26		8		20		75		12		
Gymnocarpium dryopteris		22	4	100		28	2	16		20		50	3	75	2	2
Ranunculus acris				25				8								
Lycopodium annotinum				25		8				20						
Cirsium oleraceum				25		8		8								2
Filipendula ulmaria				38				17								2
Viola epipsila				25		2										
Matteuccia struthiopteris			4	25												
Geranium sylvaticum		28				13		42		20		25		12		
Angelica sylvestris		28		35		26		8		20		50		38		1
Aconitum septentrionale		5		12		2						25				
Paris quadrifolia		39		50		49		42		20		50		75		2
Poa nemoralis		5				8		8				25		12		
Crepis paludosa		22		38		15		8						12	2	3
Geum rivale		28		12		8		25		20					1	3
Vicia sylvatica		11				5				20				25		
Veronica chamaedrys		11		12		10		17						12		
Chrysosplenium alternifolium		28		12		2		8				25				
Ranunculus repens		22		38		2		17						12		1
Impatiens noli-tangere		22		12		23		8				25		12		
Actaea spicata		28		25		30		25				50	1	38		1
Viola riviniana		11		12		26		33		20		25		25		1
Ajuga reptans		22				10				20		25		25		
Anthriscus sylvestris		5				13		17		40				12		
Deschampsia cespitosa		5				18		17		49				12		2
Galeopsis bifida		5		12		10				25				12		

Продолжение таблицы

	Ассоциация							
	Tilio—Piceetum		Corylo—Piceetum		Querco—Piceetum	Ulmo—Piceetum	Acero—Piceetum	Fraxino—Piceetum
	субассоциация							
	Неморальная	Бореальная	Неморальная	Бореальная				
Число описаний	18	8	39	12	5	4	8	3
Polygonatum multiflorum	5		10	8		50		
Моховой ярус								
Rhytidiadelphus triquetrus	11	12	2 38	10 58	2 20		12	1
Pleurozium schreberi	33	2 38	1 18	4 33	3 40		25	2 2
Hylocomium splendens	17	25	20	1 42	1 20	5 25		1 1
Dicranum scoparium	17	25	13	17	1 20		12	2
D. polysetum	5		2	17			12	
Climacium dendroides		25	10	8	20		12	1
Atrichum undulatum	11	25	10	8				
Eurhynchium angustirete	1 17	12	1 15	8				
Plagiomnium cuspidatum	22	38	15	25	1 20	25	50	
P. affine	11		2 33	1 17	1 20	12 50		
P. ellipticum		50	1 20		1 20			1
Brachythecium salebrosum	5	62	13				12	
B. starkei	22	12	18	1 33	1 20	2 50	12	
Rhodobryum roseum	17	25	10	25	40			2
Cirriphyllum piliferum	1 5	25	7	2 33	1 20			
Plagiochila asplenioides	11		10	17				1

Примечание. Числа справа в колонках таблицы — среднее проективное покрытие (в %), слева — постоянство. В последнем столбце — число описаний, в которых встречен вид.

Ассоциация лещинового ельника характеризуется сомкнутым древесным ярусом, в котором к ели примешиваются береза и осина. Участие широколиственных видов в древостое крайне низкое. В подросте преобладает ель со средним покрытием 2—3 %, довольно много клена, встречаемость всех остальных видов низка.

В кустарниковом ярусе доминирует *Corylus avellana*,[1] на втором месте по покрытию — *Sorbus aucuparia*, среднее покрытие *Lonicera xylosteum* несколько ниже, остальные виды мало обильны и встречаются непостоянно.

В травяном ярусе самым обильным, хотя и не постоянным, является *Oxalis acetosella*. Высоко обилие и постоянство большого числа неморальных трав: *Stellaria holostea*, *Hepatica nobilis*, *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Anemone nemorosa*. Суммарное проективное покрытие их превышает таковое *Oxalis acetosella*. В этой ассоциации они доминируют в травяном ярусе. Виды бореальные, свойственные таежным лесам, также играют заметную роль. Обильна и постоянна группа видов, характеризующая костянично-вейниковый ельник: *Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*. Таежные кустарнички и мелкотравье имеют подчиненную роль, но *Vaccinium myrtillus* довольно обильна, хотя распределена по сообществам неравномерно. Постоянно встречаются *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Solidago virgaurea*, *Melica nutans*, *Carex digitata*, *Dryopteris carthusiana*.

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

В неморальной группе в древостое выше участие осины, в подросте — несколько выше встречаемость липы и дуба. В подлеске в бореальной группе в 3 раза ниже покрытие *Corylus avellana* и выше постоянство *Daphne mezereum* и *Padus avium*.

Значительно больше различий в травяном покрове этих двух групп. В неморальной группе выше покрытие и постоянство *Stellaria holostea*, *Hepatica nobilis*, *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Dryopteris filix-mas*, а в бореальной группе — *Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Equisetum sylvaticum*, *Athyrium filix-femina*, *Geranium sylvaticum*, *Fragaria vesca*, *Vaccinium myrtillus*, *Pyrola rotundifolia*, *Cirsium heterophyllum*.

В бореальной группе значительно лучше развит моховой ярус, в котором наиболее обильным видом является *Rhytidiadelphus triquetrus*, в меньшей степени также *Pleurozium schreberi*, *Brachythecium starkei*, *Hylocomium splendens*, *Cirriphyllum piliferum*, а в неморальной группе выше обилие у *Plagiomnium affine* и *P. ellipticum*. В обеих группах моховой покров отличается крайне неравномерным сложением. Среди мхов нет ни одного постоянного, хотя в отдельных описаниях покрытие какого-то одного вида может достигать 20—30 % и выше.

Ареал ельника лещинового, по нашим материалам, включает западные районы Ленинградской обл. (Сойкинский и Кургаловский полуострова на южном берегу Финского залива). Он часто встречается в Кингисеппском р-не (в окрестностях оз. Глубокое, в Котельском заказнике). Все эти местонахождения находятся к северу и западу от Ордовикского плато (Ижорская возвышенность), сложенного известняками. На западной окраине плато ельник лещиновый был встречен у деревень Домашево и Ополье, на северном краю — только один раз у д. Лопухинка, по южному краю — в окрестностях сел Кикерино и Войсковицы. В его центральной части такие ельники отсутствуют, хотя Ордовикское плато по геоботаническому районированию относится к подзоне хвойно-широколиственных лесов (Александрова, Юрковская, 1989).

Довольно часто встречается ельник лещиновый в южном Лужском р-не Ленинградской обл., в окрестностях озер Поддубское и Врево, по р. Оредеж, восточнее не был отмечен. В Псковской обл. такой ельник не часто встречается во всех районах, в Новгородской обл. он был найден лишь в Валдайском р-не у оз. Велье. Имеются описания этой ассоциации из Тверской, Московской областей и Эстонии.

В Подмосковье Н. А. Коновалов (1929) описал три ассоциации ельников с высоким обилием лещины в подлеске. В Piceetum coryloso-oxalidosum и Piceetum coryloso-myrtillosum неморальные травянистые виды не постоянны и не обильны, а в асс. Piceetum coryloso-filicosum обильны *Galeobdolon luteum*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*, но обильны и папоротники, более свойственные, по нашим данным, следующей ассоциации. В асс. Piceetum fruticosum, которую П. Н. Овчинников (1930) описал в Смоленской обл., им были выделены две разности: corylosum и tiliosum. Первая приурочена к более возвышенным участкам с почти неоподзоленными почвами. Ельник лещиновый приводит Б. В. Гроздов (1950) для Смоленской, Брянской и Калужской областей.

Эта ассоциация встречается значительно реже ельника лещинового на территории Северо-Запада. Она выделена на основе преобладания липы в подросте. По сравнению с лещиновым ельником, участие липы в древостое меньше, а в подросте более обилен клен (при примерно том же постоянстве). Подрост ели имеет то же обилие, что и в лещиновом ельнике. Полностью отсутствует подрост сосны. В подлеске ниже постоянство *Lonicera xylosteum* и *Daphne mezereum*.

Самым обильным видом в травяном ярусе является *Oxalis acetosella*. Также обильны и постоянны *Hepatica nobilis*, *Galeobdolon luteum*, *Convallaria majalis*, *Rubus idaeus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Aegopodium podagraria*, *Athyrium filix-femina*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria nemorum*, *Maianthemum bifolium*. Значительное число видов травяного яруса имеют различия по обилию и постоянству в этих 2 ассоциациях. Далеко не все из них объяснимы различиями в каких-то факторах среды и могут рассматриваться как результат выборочного варьирования. Некоторые неморальные виды в ельнике липовом более постоянны (*Phegopteris connectilis*), другие менее (*Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis*, *Mycelis muralis*). Лишь высокое постоянство *Galium odoratum*, по-видимому, является закономерным, так как этот вид проявляет приуроченность к липовым лесам (Василевич, Бибикова, 2002).

В ельнике липовом значительно чаще, чем в лещиновом, встречается большая группа гигромезофитов (*Chrysosplenium alternifolium*, *Ranunculus repens*, *Angelica sylvestris*, *Crepis paludosa*, *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Viola epipsila*, *Matteuccia struthiopteris*). Это явно свидетельствует о том, что экологическая амплитуда ельника липового идет значительно дальше в сторону более влажных экотопов.

Так же как и в ельнике лещиновом, четко выделяются 2 группы сообществ, отличающиеся обилием и постоянством неморальных видов. В группе, где в травяном ярусе доминируют неморальные виды, естественно выше их обилие и постоянство. К таким видам относятся *Stellaria holostea*, *Hepatica nobilis*, *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Lathyrus vernus*, *Asarum europaeum*, *Dryopteris filix-mas*, *Viola mirabilis*, *Ranunculus cassubicus*. В группе, где неморальные виды не играют заметной роли, только *Phegopteris connectilis* имеет более высокое постоянство и обилие. В этой условно бореальной группе сообществ более высокое обилие и постоянство ряда бореальных мезофитов. При доминировании *Oxalis acetosella* значительно возрастает покрытие *Dryopteris carthusiana*, *D. austriaca*, *Athyrium filix-femina*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Equisetum sylvaticum*, *E. pratense*. Возрастает обилие или постоянство *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa Vaccinium myrtillus*, *Lycopodium annotinum*. Для этой группы характерно также повышенное постоянство значительного числа гигромезофитов (*Ranunculus repens*, *Crepis paludosa*, *Calamagrostis canescens*, *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Viola epipsila*, *Matteuccia struthiopteris*). Это хорошая дифференцирующая группа видов, которая не принималась во внимание при делении ельника липового на 2 группы.

Моховой ярус в елово-широколиственных лесах везде развит слабо. Все же в бореальной группе сообществ выше постоянство *Pleurozium schreberi*, *Climacium dendroides*, *Brachythecium salebrosum*, *Plagiomnium ellipticum*.

Ареал ельника липового шире, чем у ельника лещинового. В Ленинградской обл. его неморальный вариант встречается в западной ее части, в Ломоносовском (Лопухинка) и Кингисеппском районах, западнее Ордовикского плато (окрестности озер Глубокое и Судачье), а также в южном Лужском р-не, около Поддубского оз.

В Псковской обл. он был найден в южных (Себежском, Усвятском, Невельском, Великолукском) районах, а также в центральном Порховском р-не. В Новгородской обл. он был встречен только в Демянском р-не, по р. Поле. Имеются у нас описания таких ельников из Московской и Владимирской областей.

Бореальный вариант ельника липового встречается в восточных и центральных районах Ленинградской обл. (северная часть Мшинского заказника в Гатчинском р-не, в Волховском р-не у западного края болота Зеленецкий мох, в Нижне-Свирском заповеднике). Был найден ельник липовый и у южного берега Белого оз., в Вологодской обл. В Псковской обл. описания этого ельника были сделаны только в северо-западных Стругокрасненском и Гдовском районах (Сороковой бор).

Нигде ельник липовый не играет заметной роли в ландшафтах, а встречается отдельными небольшими участками, нередко на склонах разной экспозиции или на вершинах невысоких плоских холмов.

Наиболее ранние описания этой ассоциации принадлежат З. Н. Смирновой (1928). Они были выполнены в западных районах Ленинградской обл. Кроме типичной Piceetum tiliosum, она выделяла Piceetum equisetoso-tiliosum, которую можно включить в эту же ассоциацию. В Подмосковье Н. А. Коновалов (1929) описывал две ассоциации: Piceetum tilioso-oxalidosum и Piceetum tilioso-filicosum. Обе можно рассматривать как варианты асс. Tilio–Piceetum. На севере Нижегородской обл. эту ассоциацию описывали Н. Я. Кац (1929), Д. С. Аверкиев (1929), Н. А. Коновалов и В. А. Поварницын (1931). Одно из наиболее северных местонахождений этой ассоциации относится к Тотемскому р-ну Вологодской обл. (Корчагин, 1929). Там бонитет ели II, а в большинстве более южных местонахождений — I. В Молого-Шекснинском междуречье ельник липовый описывали А. А. Корчагин и М. В. Сенянинова-Корчагина (1957).

Для Тверской обл. М. Л. Невский (1960) приводил 3 ассоциации ельников с липой во 2-м ярусе древостоя или в подлеске: Piceetum tilioso-latifolioherbosum, Piceetum tilioso-herbosum на более кислых и более оподзоленных почвах с менее богатым травяным ярусом и Piceetum tilioso-corylosum, которая представляет собой переход к предыдущей ассоциации. В Центрально-Лесном заповеднике, в этой же области описана типичная Tilio–Piceetum. (Алексеев и др., 1973; Карпов, Шапошников, 1983). Для Смоленской обл. эту ассоциацию приводит П. Н. Овчинников (1930), а для Смоленской, Брянской и Калужской областей Б. В. Гроздов (1950) указывает 3 ассоциации: ельник чернично-липовый, ельник липовый и ельник папоротниково-липовый, которые без особого труда можно присоединить к Tilio–Piceetum. Сюда же можно отнести и липовую рамень из бассейна р. Ветлуги (Смирнова, 1943). В Нижегородской обл. ельник с липой во 2-м ярусе характеризуется преобладанием неморальных видов в травостое. После рубки этот лес нередко сменяется липняками (Воротников, 1999), что говорит о том, что этот район находится в подзоне хвойно-широколиственных лесов. В Республике Марий-Эл ельник липовый характеризуется участием липы в древесном ярусе и преобладанием неморальных видов в травяном покрове, а ельник кислично-липняковый — преобладанием липы в подлеске и значительной ролью бореальных видов в травяном ярусе (Чистяков, Денисов, 1959).

Еловые леса с липой в древостое и подлеске неоднократно были описаны на Урале (Юргенсон, 1958). К. Н. Игошина (1964) для южной тайги Урала приводит пихтово-еловые (с липой в подлеске) травяно-моховые копытенево-кислично-ритидиадельфусовые леса. Ельники с липой главным образом в подлеске приводят в своих работах Н. А. Коновалов и Л. А. Куклина (1964), Р. С. Зубарева (1967, 1973, 1975). В этом ельнике нередко встречаются с высоким обилием неморальные траянистые виды, но имеются сообщества, где их обилие низко. На Урале появляется как доминант *Carex macroura* и встречается ряд видов сибирского высокотравья (*Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*, *Pleurospermum uralense*, *Mulgedium hispidum*).

Ельник с дубом (Querco–Piceetum)

На Северо-Западе эта ассоциация встречается редко. В этом регионе нами было сделано всего 5 описаний ельника с дубом. Древостой в нем имеет сравнительно низкую сомкнутость (в среднем 0.6), имеется заметная и постоянная примесь осины и березы (*Betula pendula*), дуб встречается не часто, но его среднее участие достигает 0.1 по числу стволов. Другие широколиственные породы в древостое полностью отсутствуют.

Подрост ели постоянен и обильнее, чем в других ассоциациях елово-широколиственных лесов. Обилен и постоянен также здесь подрост дуба и серой ольхи. В подлеске наиболее обильным видом является лещина, постоянны *Sorbus aucuparia* и *Lonicera xylosteum.* В отличие от всех ассоциаций елово-широколиственных лесов в ельнике с дубом обильна и постоянна *Frangula alnus.*

Oxalis acetosella доминирует в травяном ярусе, ее среднее покрытие выше, чем в других ассоциациях елово-широколиственных лесов. Неморальные травянистые виды здесь менее обильны, чем в ельниках лещиновом и липовом. Из этих видов довольно обильны *Stellaria holostea*, *Hepatica nobilis*, *Galeobdolon luteum*, *Anemone nemorosa*, *Aegopodium podagraria.* Бореальные виды представлены достаточно полно, но их покрытие мало. Относительно постоянно встречаются *Trientalis europaea*, *Solidago virgaurea*, *Melica nutans*, *Dryopteris carthusiana*, *Luzula pilosa*, *Fragaria vesca*, *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus.* Обильны и постоянны *Convallaria majalis* и *Rubus saxatilis.*

Моховой покров развит слабо. Его среднее покрытие около 15 %. Относительно обильны *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Brachythecium rivulare*, но ни одного постоянного вида среди мхов нет.

Малое число описаний этой ассоциации не дает возможности достоверно определить ее отличительные признаки от остальных ассоциаций елово-широколиственных лесов по нижним ярусам. Минимальное постоянство в ельнике с дубом имеют *Calamagrostis arundinacea*, *Athyrium filix-femina*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria nemorum*, *Actaea spicata*, а максимальное отмечено у *Anthriscus sylvestris*, *Deschampsia cespitosa*, *Lerchenfeldia flexuosa.* Никаких определенных выводов об экологических отличиях этой ассоциации по этим данным сделать нельзя. Гораздо информативнее абсолютное отсутствие в ельнике с дубом группы гигромезофитов (*Chrysosplenium alternifolium*, *Ranunculus repens*, *Crepis paludosa*, *Impatiens noli-tangere*, *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Viola epipsila*), каждый из которых встречается в большинстве других ассоциаций елово-широколиственных лесов, хотя и с низким постоянством. Экологическая амплитуда этой ассоциации явно не распространяется далеко в сторону местообитаний с повышенным увлажнением.

Описания этой ассоциации были сделаны в Лужском р-не Ленинградской обл., в Гатчинском р-не у д. Донцо, а также на юго-востоке Псковской и юго-западе Тверской областей, на Куньинской и Торопецкой возвышенностях, где широко распространены звонцовые холмы с тяжелыми глинами озерно-ледникового происхождения, и где нередко встречаются дубовые леса. Там эту ассоциацию описал М. Ф. Короткий (1912).

Флористическая и фитоценотическая определенность этой ассоциации невелика. Ельники с дубом чаще встречаются в более южных регионах Европейской России и нередко выделяются в особые ассоциации. Флористическая обособленность ассоциаций и субассоциаций и во флористических классификациях западноевропейских геоботаников не всегда велика. Выделение же ельников с дубом и другими широколиственными породами позволяет лучше проследить их позиции в бореальных лесах и их географическое распространение.

Ю. Д. Цинзерлинг (1932) отмечал небольшие фрагменты этой ассоциации на Тарховской косе, на северном берегу Финского залива. В Тверской обл. Piceetum quercetoso-corylosum встречается редко и небольшими участками. В травяном ярусе преобладают спутники как ели, так и широколиственных пород (Невский, 1960). Ельник дубовый приводит Б. В. Гроздов (1950) для западных областей России. Ельник дубово-лещиновый, по мнению А. Р. Чистякова и А. К. Денисова (1959), представляет собой результат вытеснения дуба елью. При этом в травяном ярусе усиливается участие бореальных видов (кислицы, седмичника, майника, костяники).

Ельник с кленом (Acero–Piceetum)

Это редко встречающаяся ассоциация хвойно-широколиственных лесов. Клен (*Acer platanoides*) играет очень скромную роль в древесном ярусе, но обилен в подросте (среднее проективное покрытие 23 %). Подрост клена нередко встречается на Северо-Западе в разных типах леса, но очень редко выходит в 1-й ярус древостоя. Объясняется это тем, что клен продолжает свой рост до глубокой осени и повреждается сильными осенними заморозками, страдает он и от суровых зим, которые наступают на Северо-Западе раз в 10—15 лет.

Древостой несколько более сильно сомкнут, чем в ельнике с дубом, но по составу близок к нему. К ели в значительном количестве примешиваются береза (*Betula pendula*) и осина. В подросте, кроме клена, довольно обильны, хотя и не постоянны, липа и серая ольха, а ель в отличие от других ассоциаций елово-широколиственных лесов встречается редко. В кустарниковом ярусе наиболее обильным видом является рябина, постоянно встречаются *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Daphne mezereum*.

Доминантом травяного яруса является *Oxalis acetosella*. Покрытие всех неморальных видов в сумме не превышает покрытия кислицы. Примечательно полное отсутствие черники, довольно постоянной и обильной в других ассоциациях елово-широколиственных лесов. Моховой покров развит очень слабо, в нем нет ни одного постоянного вида.

Флористическая специфика этой ассоциации невелика. Среди ассоциаций елово-широколиственных лесов максимум обилия и постоянства здесь имеют *Convallaria majalis* и *Pulmonaria obscura*, максимум обилия — у *Asarum europaeum* и *Stellaria nemorum*, а максимум постоянства — у *Daphne mezereum*, *Carex digitata* и *Paris quadrifolia*. Но это все может быть результатом случайного выборочного варьирования.

Эта ассоциация распространена спорадически по территории Северо-Запада. Одно из самых северных ее местонахождений — на западном берегу Ладожского оз., в 8 км к северу от д. Заостровье, на крутом склоне террасы. Встречается она и в Гатчинском р-не Ленинградской обл., в северной части Мшинского заказника. Несколько южнее, в Лужском р-не, ельник с кленом был найден к западу от пос. Оредеж, близ южного берега оз. Хвойлово. В Псковской обл. описания этой ассоциации были сделаны в юго-восточных (Куньинском и Великолукском) районах области. Имеется также одно описание из Шатковского р-на Нижегородской обл.

В Удмуртии Л. А. Мустафин (1938) описал ельник кленово-липовый (Piceetum acerosum), для которого характерна примесь широколиственных пород в древостое, доходящая до 0.4—0.5. В бассейне р. Камы встречается ельник кленово-липовый на почвах с близким залеганием известняков (Юргенсон, 1958).

Ельник с ильмом (Ulmo–Piceetum)

В этой ассоциации ильм (*Ulmus glabra*) лишь изредка присутствует в древостое, но обилен в подросте, где много ели и клена и изредка встречаются также дуб, ясень и липа. В подлеске обильна рябина, довольно постоянны жимолость и калина. В травяном ярусе наиболее обильны *Oxalis acetosella* и неморальные *Hepatica nobilis*, *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*. Значительно участие и бореальных видов, но мало мезогигрофитов. Моховой ярус развит слабо, в основном его слагают *Mnium affine*, *Brachythecium starkei*, *Hylocomium splendens*. Эта ассоциация встречается изредка по берегам озер и в долинах речек.

В бассейне р. Ветлуги А. Д. Смирнова (1943) описала ильмовую рамень, приуроченную к долинам лесных речек. В ней постоянны такие виды, как *Chrysosplenium alternifolium*, *Circaea alpina*, *Adoxa moschatellina*, *Cinna latifolia*, *Festuca altissima*, *Stachys sylvatica*, что говорит об обильном проточном увлажнении и богатстве почв.

Ельник с ясенем (Fraxino–Piceetum)

Эта ассоциация очень редко встречается в природе, так как светолюбивый ясень и теневыносливая ель плохо сочетаются друг с другом. И, действительно, подрост ясеня почти полностью отсутствует в этой ассоциации, не выдерживая сильного затенения елью. Ясень встречается главным образом в древостое. По-видимому, эта ассоциация представляет собой стадию вытеснения ясеня елью.

В подросте постоянна и обильна ель, а в подлеске — рябина. В травяном ярусе чаще всего доминирует *Oxalis acetosella*, постоянны *Rubus saxatilis*, *Maianthemum bifolium*, а из гигромезофитов — *Crepis paludosa*, *Geum rivale*. Характерно присутствие *Carex remota*, *C. sylvatica*, тесно связанных с ясеневыми лесами. Моховой покров развит слабо.

В Подмосковье в формации ельники с ясенем, дубом и липой, в 2 ассоциациях (снытево-пролесниковой и зеленчуково-ясменниковой) в подросте много ясеня, на основании чего предполагается в дальнейшем формирование ясенников (Савельева, 2000). В травяном ярусе обильны неморальные виды, встречаются *Chrysosplenium alternifolium*, *Impatiens noli-tangere*, *Crepis paludosa*, *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleraceum*.

В. С. Порфирьев (1959; 1964) хвойно-широколиственные леса делил на несколько групп. В бореальных смешанных лесах (темнохвойных лесах неморально-кисличного цикла) в травяном ярусе господствуют бореальные виды, а неморальные не играют значительной роли. Липа разрастается при осветлении древостоя. В неморально-бореальных лесах имеется значительная примесь широколиственных пород в древостое, а в травяном ярусе на первое место выходят неморальные виды. При сплошных рубках они сменяются порослевыми липняками или осинниками. В бореально-неморальных и неморальных лесах во всех ярусах преобладают неморальные виды. Хвойно-широколиственные леса Северо-Запада относятся, несомненно, к бореальным смешанным лесам.

С. Ф. Курнаев (1968) выделял формацию липово-еловых лесов, в которой основу древостоя составляют ель и липа, а лещина в подлеске встречается редко. В этой формации он выделил ассоциации ельник с липой волосистоосоковый, снытево-осоковый ельник с липой и ельник с липой снытевого типа. Две последние ассоциации в определенной степени соответствуют ельнику липовому, но значительное участие в древостое липы говорит о том, что это настоящие елово-широколиственные леса, в которых, по словам Курнаева, ель и липа время от времени меняются местами, т. е. на вырубках появляется обильный липовый подрост. Кроме того, он выделял приручейные ельники с липой и ельники таволговые с липой. Типологическое разнообразие широколиственных лесов с елью в целом сходно с разнообразием собственно широколиственных лесов, а при сравнении типов леса с небольшим участием ели и без неё не обнаружено существенных различий в почве и составе нижних ярусов растительности (Ильинская и др., 1985).

В работе Л. И. Савельевой (2000), посвященной хвойным лесам Подмосковья, выделена формация ельники с дубом и липой. Ассоциации этой формации отнесены к нескольким циклам: гравилатовому, таволговому, кислично-неморальному, волосистоосоковому, зеленчуковому, пролесниковому, снытевому (всего выделено 15 ассоциаций). В обзоре всех еловых лесов Европейской России (Рысин, Савельева, 2002) сложные ельники также распределены по ряду циклов ассоциаций. Их характеристика дана в основном по материалам из подзоны хвойно-широколиственных лесов, для которой свойственно гораздо более значительное участие широколиственных пород в древостое. Ассоциации волосистоосокового цикла отсутствуют на Северо-Западе, где *Carex pilosa* очень редка и не играет никакой роли в хвойно-широколиственных лесах. Ближе к лесам Северо-Запада — снытевый, зеленчуковый и ясменниковый циклы. В этой работе для Европейской России приведено 13 ассоциаций. Вряд ли оправдано выделение шести циклов, в каждом из которых доминирует один из неморальных травянистых видов. Различия во флористическом составе между циклами достаточно четко не проявляются.

При флористической классификации лесов Центрально-Лесного заповедника (Тверская обл.) ельники неморально-кисличные были отнесены к асс. Querco-Piceetum (Mat. 1952) Mat. et Polak. 1955 (Кураева и др., 1999). В этой ассоциации кустарниковый ярус образован *Corylus avellana* и *Sorbus aucuparia*, имеется густой подрост из липы и клена, а в травяном ярусе преобладают *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*, *Milium effusum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*. Они отмечают, что в польских ельниках этой ассоциации выше участие неморальных видов, но на самом деле это не так. В травяном ярусе преобладают бореальные виды, хотя примесь неморальных имеется. В древостое постоянен и обилен дуб, а в подлеске — лещина и граб (Matuszkiewicz, 1977; Fiałkowski et al., 1990). Дуба в Центрально-Лесном заповеднике нет и тем более граба, и правильнее считать, что это ельник липняковый, как его и называли геоботаники, работавшие в заповеднике.

В отношении динамики елово-широколиственных лесов в литературе можно найти самые разные мнения. К. В. Киселева (1971) изучала эти леса в Московской, Калужской, Смоленской и Брянской областях и пришла к выводу, что развитие этих лесов направлено в сторону дубравы, которая в данном регионе является климаксовой. На Северо-Западе, где позиции широколиственных пород деревьев гораздо слабее, дубравы или липовые леса на месте елово-широколиственных не появляются, хотя после вырубки обилие липы в подросте может возрастать. Киселева считает, что в еловых куртинах и в ельниках с увеличением возраста происходит «неморализация» травяного покрова. Она строит следующий возрастной ряд: Piceetum nudum → P. oxalidosum → P. nemorosum → P. caricosum pilosae. О причинах «неморализации» травяного яруса она ничего не говорит, и этот процесс кажется маловероятным. Стадия мертвопокровника наблюдается под густым подростом ели, когда он находится еще под пологом березы или осины, а смену кисличного ельника неморальнотравным в ходе роста елового древостоя трудно объяснить какими-либо факторами среды. Наличие подроста широколиственных пород под пологом ели не свидетельствует о том, что эти породы выйдут в верхний ярус. Подрост многих древесных видов не существует продолжительное время под пологом ели, а постепенно снижает свою жизненность и отмирает. Для смены одного вида другим нужны значительные разрушения древостоя.

Выделение в елово-широколиственных лесах ассоциаций по сопутствующим неморальным древесным видам может вызвать возражения со стороны приверженцев флористической классификации, но при таком делении появляется возможность лучше проследить позиции широколиственных пород в еловых лесах Северо-Запада и их географическое распространение, что крайне интересно вблизи их северных границ. В классификации растительности в Западной Европе древесные виды также широко используются при выделении ассоциаций широколиственных лесов. Так, K. Dierßen (1996) при проведении флористической классификации широколиственных лесов Фенноскандии выделил пять ассоциаций, которые различаются прежде всего по составу основных пород в древесном ярусе. Дифференцирующих видов травяного и мохового ярусов в этих ассоциациях очень мало. В то же время в асс. Ulmo–Fraxinetum он выделяет шесть форм (Ausbildungen), которые хорошо отличаются друг от друга по дифференциальным видам преимущественно травяного яруса. Эта ситуация аналогична той, что наблюдается в предлагаемой классификации сложных ельников, в асс. Corylo–Piceetum и Tilio–Piceetum, которые в среднем нечетко отличаются друг от друга, но каждая из них делится на две сильно отличающиеся разности.

На всей территории Северо-Запада широколиственные породы, в частности липа, не разрастаются на вырубках и не образуют молодняков с преобладанием этих пород, что свидетельствует о том, что этот регион не относится к подзоне хвойно-широколиственных лесов, где позиции широколиственных пород достаточно сильны и устойчивы.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49629).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. 390 p.

Аверкиев Д. С. Растительность Заветлужья Красно-Баковского уезда // Предварительный отчет о работе Нижегородской геоботанической экспедиции в 1928 г. 1929. Вып. 4. С. 43—53.

Александрова В. Д., Юрковская Т. К. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 64 с.

Алексеев В. А., Карпов В. Г., Старостина К. Ф., Зверева Т. А. Структура и некоторые свойства биогеоценозов на экспериментальных площадях // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1973. С. 40—62.

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Широколиственные леса северо-запада Европейской России. II. Типы липовых, кленовых, ясеневых и ильмовых лесов // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 49—62.

Воротников В. П. Очерк растительности заповедника «Керженский» // Наземн. и водн. экосистемы. Нижний Новгород, 1999. С. 128—145.

Гроздов Б. В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск, 1950. 55 с.

Зубарева Р. С. Лесорастительные условия и типы темнохвойных лесов горной полосы Среднего Урала // Тр. ин-та экологии растений и животных. УФ АН СССР. 1967. Вып. 53. С. 13—87.

Зубарева Р. С. Типы широколиственно-хвойных лесов северной части Уфимского плато // Зап. Свердловского отд. ВБО. 1973. Вып. 6. С. 100—110.

Зубарева Р. С. Классификация типов смешанных лесов предгорного Предуралья // Тр. ин-та Экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1975. Вып. 93. С. 3—52.

Игошина К. Н. Растительность Урала // Тр. БИН, сер. 3. 1964. Вып. 16. С. 83—230.

Ильинская С. А., Матвеева А. А., Казанцева Т. Н. Типы леса // Леса южного Подмосковья. М., 1985. С. 54—206.

Карпов В. Г., Шапошников В. С. Еловые леса территории // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С. 7—34.

Кац Н. Я. Растительность правобережья Красно-Баковского уезда // Предварительный отчет о работе Нижегородской геоботанической экспедиции в 1928 г. 1929. Вып. 4. С. 33—41.

Киселева К. В. Динамика восточноевропейских хвойно-широколиственных лесов // Тр. Бот. сада. МГУ. 1971. Вып. 7. С. 114—132.

Коновалов Н. А. Типы леса подмосковных опытных лесничеств // Тр. по лесному опытному делу. 1929. Вып. 5. 158 с.

Коновалов Н. А., Куклина Л. А. Ельники района верховьев реки Сулема в Свердловской области // Тр. комиссии по охране природы. УФ АН СССР. 1964. Вып. 1. С. 85—105.

Коновалов Н. А., Поварницын В. А. Лесные ассоциации Баковского лесничества Бакопытлесхоза Нижегородского края // Природа и хозяйство уч.-опытн. лесн. Ленингр. лесотехн. акад. 1931. Вып. 2. С. 252—303.

Короткий М. Ф. К вопросу о распределении растительности лугов и лесов в зависимости от почвы (по исследованию в Торопецком уезде в 1908 г.). Псков, 1912. 261 с.

Корчагин А. А. К вопросу о типах леса по исследованию в Тотемском уезде Вологодской губернии // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., 1929. С. 287—327.

Корчагин А. А., Сенянинова-Корчагина М. В. Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвинского заповедника. 1957. Вып. 4. С. 291—402.

Кураева Е. Н., Минаева Т. Ю., Морозова О. В. Синтаксономический анализ растительности еловых лесов ЦЛГЗ // Сукцессионные процессы в заповедниках России. СПб., 1999. С. 317—323.

Курнаев С. Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 355 с.

Мустафин Л. А. Типы леса и лесовозобновление в УАССР. Ижевск, 1938. С. 84.

Невский М. Л. Растительность Калининской области // Природа и хозяйство Калининской области. Калинин, 1960. С. 287—389.

Овчинников П. Н. Основные черты растительности северо-западной части Бельского уезда Смоленской губернии // Тр. об-ва изучения природы Смоленского края. 1930. Т. 5. С. 65—78.

Порфирьев В. С. Хвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края и Предуралья и вопросы их классификации // Матер. по классификации растительности Урала. Свердловск, 1959. С. 43—47.

Порфирьев В. С. Опыт классификации хвойно-широколиственных лесов Волжско-Камского края // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 2. С. 210—222.

Рысин Л. П., Савельева Л. И. Еловые леса России. М., 2002. 335 с.

Савельева Л. И. Типы хвойных лесов Подмосковья // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М., 2000. С. 33—66.

Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 171—180.

Смирнова З. Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергоф. ест.-научн. ин-та. 1928. № 5. С. 119—259.

Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л.,1931. 325 с.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. геоморфол. ин-та. 1932. Вып. 4. 377 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Чистяков А. Р., Денисов А. К. Типы лесов Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1959. 75 с.

Юргенсон Е. И. Ельники Прикамья. Пермь, 1958. 75 с.

Dierßen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart, 1996. 838 s.

Fiałkowski D., Mucha T., Polski A. Stosunki geobotaniczne rezerwatu Szklarna // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. 1990. Vol. 45. S. 169—196.

Matuszkiewicz J. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. 4. Bory świerkowe i jodłowe // Phytocoenosis. 1977. Vol. 6. N 3. S. 151—226.

SUMMARY

Spruce-hardwood forests were divided into six plant associations on the basis of presence of nemoral woody species in the tree layer or in the understory. The associations are Corylo-Piceetum, Tilio-Piceetum, Querco-Piceetum, Acero-Piceetum, Ulmo-Piceetum and Fraxino-Piceetum. Only first two associations occur frequently in the north-western European Russia. Both were divided into two subassociations, the latter differing in abundance of nemoral or boreal species in the herb layer. Ulmo-Piceetum and Fraxino-Piceetum are distinguished by high abundance of hygromesophytic species. They prefer moist soils.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.325.2

© А. Г. Охапкин, Е. Л. Воденеева, Г. А. Юлова

ФИТОПЛАНКТОН ВОДОЕМОВ ЗАПОВЕДНИКА «КЕРЖЕНСКИЙ» (НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

A. G. OKHAPKIN, E. L. VODENEEVA, G. A. JULOVA.
THE PHYTOPLANKTON OF WATER BODIES OF «KERZHENSKY» NATURE RESERVE (NIZHNY NOVGOROD REGION)

Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
603600 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
Тел. (8312)654027
E-mail: kbot@bio.unn.ru

Поступила 18.12.2003

Проведен анализ флоры планктона разнотипных водоемов (реки, озера, пруды) заповедника «Керженский» (Нижегородское Южное Заволжье). Выявлено 913 видов, разновидностей и форм водорослей. Проведено сравнение состава и таксономической структуры исследованной альгофлоры с таковыми водоемов других заповедников и водоемов и водотоков, расположенных на антропогенно трансформированной территории (г. Нижний Новгород). Показано, что своеобразие флоры планктона в основном определяется физико-географическими и гидрохимическими факторами, а также характером водосбора.

Ключевые слова: альгофлора, заповедники, ацидификация, гумификация, Нижегородская обл.

Выявление закономерностей формирования и поддержания биоразнообразия наземных и водных экосистем заповедных территорий — необходимые условия для разработки стратегии охраны животного и растительного мира (Розенберг и др., 1999). До сих пор приоритетным направлением ботанических исследований в большинстве заповедников являлось изучение сосудистых растений. Тем не менее исследование флоры оогониатных растений, в том числе и водорослей, имеет важное эталонное значение, так как позволяет более полно судить о составе сообществ, мало затронутых хозяйственной деятельностью. Природные комплексы государственного природного заповедника «Керженский», где водно-болотные угодья — основной тип охраняемых экосистем, являются уникальными для Нижегородской обл. (Заповедные.., 1991). Цель настоящей работы — изучение видового состава и таксономической структуры альгофлоры в рамках инвентаризации фитогенофонда водных объектов заповедника, а также оценка связи основных таксономических характеристик фитопланктона с условиями обитания водорослей.

Материал и методика

За период с 1994 по 2002 гг. было обследовано 30 водоемов различного типа (озера, реки, пруды), расположенных в пределах территории государственного природного заповедника «Керженский» (Нижегородская обл.). Детально фитопланктон изучали в 6 озерах (Нижнее Рустайское, Круглое, Калачик, Сиротинное, Чер-

ТАБЛИЦА 1

Лимнологические характеристики исследованных водных объектов

Характеристики	Озера							Реки					
	Нижнее Рустайское	Круглое	Калачик	Сиротинное	Черное	Пустынное	Светлояр	Керженец	Вишня	Черная	Большая Черная	Пугай	Рустайчик
Длина, км	—	—	—	—	—	—	—	290	27	—	29	23	8.5
Площадь водосбора, км^2	—	—	—	—	—	—	—	6140	250	—	186	126	25.7
Площадь водного зеркала, км^2	0.01	0.02	0.09	—	0.17	0.03	0.13	—	—	—	—	—	—
Глубина, м:													
максимальная	3.2	8.3	3.2	2.8	16	5.5	33.2	—	—	—	—	—	—
средняя	1.06	2.1	1.18	—	4.46	3.13	10.3	—	—	—	—	—	—
Цветность, град*	62	153	150	143	515	158	9	93	160	159	410	119	200
pH*	7.1	5.8	5.7	6.6	5.7	4.1	7.4	6.2	5.6	5.8	5.8	6.5	5.5
Сумма ионов, мг/л*	116.0	62.0	50.1	38.4	59.7	23.4	98.9	79	64.8	63.0	53.2	46.8	61.4
HCO_3^{2-}, мг/л*	51.1	27.5	39.7	14.3	31.3	1.5	67.1	39.7	30.5	36.6	23.7	23.4	36.6
SO_4^{2-}, мг/л*	16.8	9.6	11.2	9.5	10.2	11.9	3.9	12.2	13.8	7.5	11.7	8.5	6.6
Cl^-, мг/л*	13.2	7.1	5.2	3.1	3.1	2.5	3.1	6.0	2.8	3.0	3.4	2.6	3.3
$Ca^{2+} + Mg^{2+}$, мг/л*	18.5	9.6	7.6	6.8	9.8	3.1	16.7	14.5	11.4	11.1	8.7	8.7	11.5
$Na^+ + K^+$, мг/л*	12.5	6.5	5.2	2.6	3.2	3.2	7.5	5.7	4.0	3.9	3.9	2.8	3.3
$Fe_{\text{общ.}}$, мг/л*	0.41	0.49	0.55	0.2	0.98	0.49	0.16	0.28	0.45	1.05	4.2	1.0	0.75
$\Sigma N_{\text{мин}}$, мг/л*	1.23	0.93	0.92	0.94	1.68	0.81	0.18	0.55	0.82	0.73	1.27	0.54	1.11
$P_{\text{общ.}}$, мкг/л*	94	49	43	95	47	46	130	65	85	98.5	159	156	140

Примечание. * — приведены среднегодовые величины; «—» — отсутствие данных.

ное, Пустынное) и 6 реках (р. Керженец и ее притоки — Вишня, Черная, Большая Черная, Пугай и Рустайчик). Также изучен фитопланктон оз. Светлояр, расположенного в Левобережье Волги и являющегося памятником природы Федерального значения. Основные лимнологические и гидрохимические характеристики изученных водоемов и водотоков приведены в табл. 1.

Озера Нижнее Рустайское, Круглое, Калачик и Сиротинное относятся к водоемам пойменного типа, образовавшимся из стариц р. Керженец. Генезис других озер (Черное, Пустынное, Светлояр), возможно, связан с проявлением карстовых и ледниковых процессов (Баянов, Юлова, 2001).

Озера Нижнее Рустайское, Черное и Светлояр проточны в течение всего года и имеют ключевое питание; Круглое, Калачик и Сиротинное проточны лишь в период половодья, оз. Пустынное — бессточное. Их питание в основном осуществляется за счет осадков и талых вод. По площади водного зеркала изученные водоемы относятся к категории маленьких и малых, по средней глубине — к категории малых и очень малых (пойменные озера заповедника и оз. Пустынное), средних (Черное) и больших (Светлояр) (Китаев, 1984). По длине русла р. Керженец можно отнести к группе самых коротких из средних рек мира, остальные водотоки заповедника относятся к категории очень малых (Чеботарев, 1978).

Степень гумификации вод исследованных озер изменялась от ультраолигогумозной (оз. Светлояр) до ультраполигумозной (оз. Черное), а уровень закисления — от мезоацидного (оз. Пустынное) до нейтрального (оз. Нижнее Рустайское, Светлояр). Водотоки заповедника имели слабокислую реакцию воды и различную степень гумозности (93—410°). Наиболее характерны для заповедника мезополигумозные водоемы и водотоки со среднегодовыми значениями цветности 100—200° и значениями pH воды (5—6), свойственными олигоацидным водоемам (табл. 1).

Большинство водных объектов (за исключением озер Светлояр и Нижнее Рустайское, имеющих среднюю степень минерализации) характеризуются как слабоминерализованные. Гидрохимический класс вод преимущественно гидрокарбонатный кальциевой группы I типа, лишь воды оз. Пустынного — сульфатного класса натриевой группы IV типа. Содержание в озерах и реках биогенных элементов было высоким. Повышенное количество железа отмечено в притоках Керженца (реках Большая Черная, Черная, Пугай) и в оз. Черном. По содержанию общего фосфора все водные объекты относились к эвтрофным и гипертрофным водоемам.

Материал отбирали как в период открытой воды, так и в зимний сезон в основном ежемесячно, для некоторых водоемов посезонно. Отбор и обработку альгологического материала проводили по общепринятой методике (Методика.., 1975). Всего за период исследования было отобрано и проанализировано около 400 проб фитопланктона. Перечень пособий, используемый при идентификации видового состава, указывался ранее (Охапкин, 1997, 1998).

Результаты и их обсуждение

Планктонная флора исследуемых водных объектов достаточно разнообразна. Сводный список насчитывает 714 видов, с учетом внутривидовых таксонов и водорослей, определенных только до рода — 913 (для озер отмечено 718 таксонов рангом ниже рода, для рек — 624). По отделам водоросли распределились следующим образом: *Cyanophyta* — 64, *Chrysophyta* — 71, *Bacillariophyta* — 217, *Xanthophy-*

ТАБЛИЦА 2

Таксономическая структура планктонной флоры исследованных водоемов и водотоков

	Число								Удельное видовое богатство (летний сезон)
	классов	порядков	семейств	родов	видов	внутривидовых таксонов	идентифицированных до рода	видов и внутривидовых таксонов	
Озера									
Нижнее Рустайское	13	23	52	110	302	37	36	375	54.6 ± 3.5
Круглое	14	24	51	110	261	28	38	327	36.2 ± 3.4
Калачик	14	23	51	107	255	27	37	319	36.6 ± 2.4
Сиротинное	13	22	46	101	167	13	20	200	36.0 ± 3.1
Черное	13	19	36	63	90	5	14	109	21.6 ± 5.2
Пустынное	13	17	25	38	45	2	12	59	13.5 ± 0.4
Светлояр	11	19	42	74	117	10	18	145	24.2 ± 1.3
Всего в озерах	**17**	**30**	**65**	**166**	**575**	**86**	**58**	**718**	
Реки									
Керженец	13	22	52	122	335	53	37	428	41.0 ± 2.6
Вишня	12	21	43	101	245	45	35	327	22.4 ± 2.3
Черная	12	20	37	62	94	13	23	130	28.0 ± 6.7
Большая Черная	10	11	17	28	25	2	10	38	14.6 ± 4.7
Пугай	9	14	22	37	40	3	16	59	22.6 ± 3.8
Рустайчик	10	17	32	46	62	6	12	80	19.6 ± 1.6
Всего в реках	**14**	**23**	**55**	**143**	**479**	**95**	**50**	**624**	

ta — 27, *Cryptophyta* — 13, *Dinophyta* — 30, *Raphidophyta* — 2, *Euglenophyta* — 144, *Chlorophyta* — 343, *Rhodophyta* — 2. По видовому богатству планктонных водорослей к заповеднику «Керженский» наиболее близки хорошо изученные в альгологическом плане Баргузинский и Сихотэ-Алинский биосферные заповедники (Бочка, 1995; Медведева, 1997).

В группе озер наиболее высокое общее и удельное видовое богатство водорослей было зарегистрировано в планктоне оз. Нижнее Рустайское (табл. 2). Видовое богатство водорослей в мезо- и мезополигумозных водоемах в 1.4—3.4 раза превышало таковое ультраолиго- (светловодных) и полигумозных (высокоцветных) озер (рис. 1). Подобная тенденция уже отмечалась в малых озерах Северо-Западного региона России (Лаврентьева, 1982; Чекрыжева, 2000). Самые низкие значения общего и удельного видового богатства отмечены в мезополигумозном оз. Пустынном, характеризующимся наименьшими величинами активной реакции воды (pH 4.1), что, по-видимому, отразилось на видовом составе альгофлоры. Обеднение видового состава фитопланктона является характерной чертой кислых водоемов независимо от их географического положения и местных экологических условий, как было показано в полевых и экспериментальных исследованиях (Genter, Amyot, 1994; Корнева, 1994, 2000; Никулина, 1997; Nixdorf et al., 2003). В реках максимальное число видовых и внутривидовых таксонов отмечено в мезогумозном водотоке Керженец, минимальное — в ультраполигумозной р. Большая Черная (табл. 2).

Основу флористического богатства водоемов Керженского заповедника создавали зеленые (37.6 % от общего числа таксонов), диатомовые (23.7 %) и эвгленовые (15.8 %) водоросли. Подобная пропорция характерна практически для всех водоемов озерного типа. Преобладание зеленых водорослей отмечено в пойменных

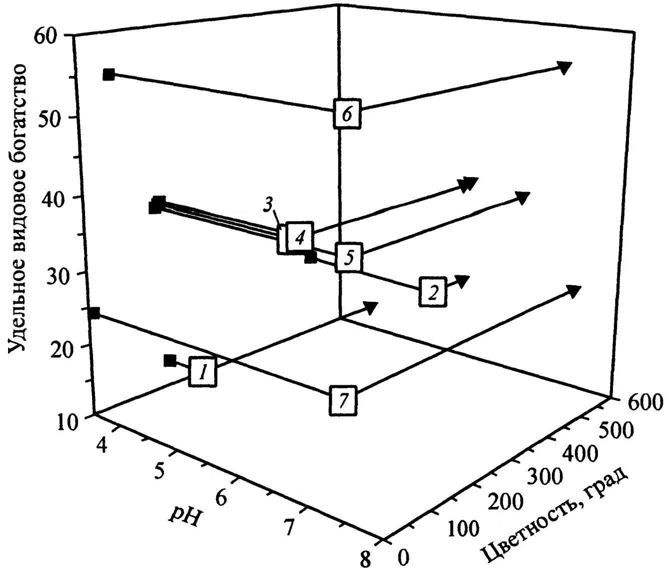


Рис. 1. Связь удельного видового богатства (летний сезон) исследуемых озер с факторами среды.
1 — оз. Пустынное, *2* — оз. Черное, *3* — оз. Круглое, *4* — оз. Калачик, *5* — оз. Сиротинное, *6* — оз. Нижнее Рустайское, *7* — оз. Светлояр.

заповедных озерах Нижнее Рустайское, Круглое, Калачик, Сиротинное, а также в оз. Светлояр, где третье место принадлежит золотистым водорослям (рис. 2). Альгофлора ультраполигумозного оз. Черного почти поровну сформирована представителями зеленых и диатомовых (29.4 и 30.3 % соответственно) водорослей. В самом кислом оз. Пустынном лидирующее положение принадлежало диатомовым; отдел *Chlorophyta* здесь переходил на вторую позицию, а третье место по числу таксонов рангом ниже рода занимали золотистые водоросли (рис. 2). Особенностью данного водоема является полное отсутствие представителей отдела *Cyanophyta*. Уменьшение числа видов синезеленых и их отсутствие в озерах с pH < 5.0 отмечалось и другими альгологами (Лаврентьева, 1982; Корнева, 1994, 2000; Никулина, 1997). Таким образом, выявленные нами закономерности подтверждаются известными из литературы фактами.

В системе рек пропорция зеленые—диатомовые—эвгленовые отмечена в р. Керженец (рис. 3). Высокая цветность воды и повышенное содержание растворенного железа в р. Большая Черная способствовали увеличению в общем составе доли эвгленовых водорослей (в основном за счет разнообразия рода *Trachelomonas*), занимавших здесь первое место по богатству видов. В остальных изученных водотоках (Вишня, Черная, Пугай и Рустайчик) лидировали представители *Bacillariophyta*, а зеленые и эвгленовые водоросли поделили 2—3 позиции (рис. 3).

В таксономическом отношении альгофлора рассматриваемых водоемов и водотоков сформирована водорослями из 17 классов, 30 порядков, 67 семейств, 184 родов. Среди 10 ведущих по разнообразию видового состава выделялись порядки *Chlorococcales* (19.5 % от общего состава водорослей), *Raphales* (18.5), *Euglenales* (15.7), *Desmidiales* (11.9), *Ochromonadales* (4.7), *Chlamydomonadales* (3.9), *Araphales* (3.6), *Peridiniales* (3.3), *Chromulinadales* (2.8) и *Chroococcales* (2.8 %). Ранговое распределение ведущих порядков в зависимости от типологии водоемов показало, что в реках заметнее роль видов пор. *Raphales* (1 позиция), а в водоемах

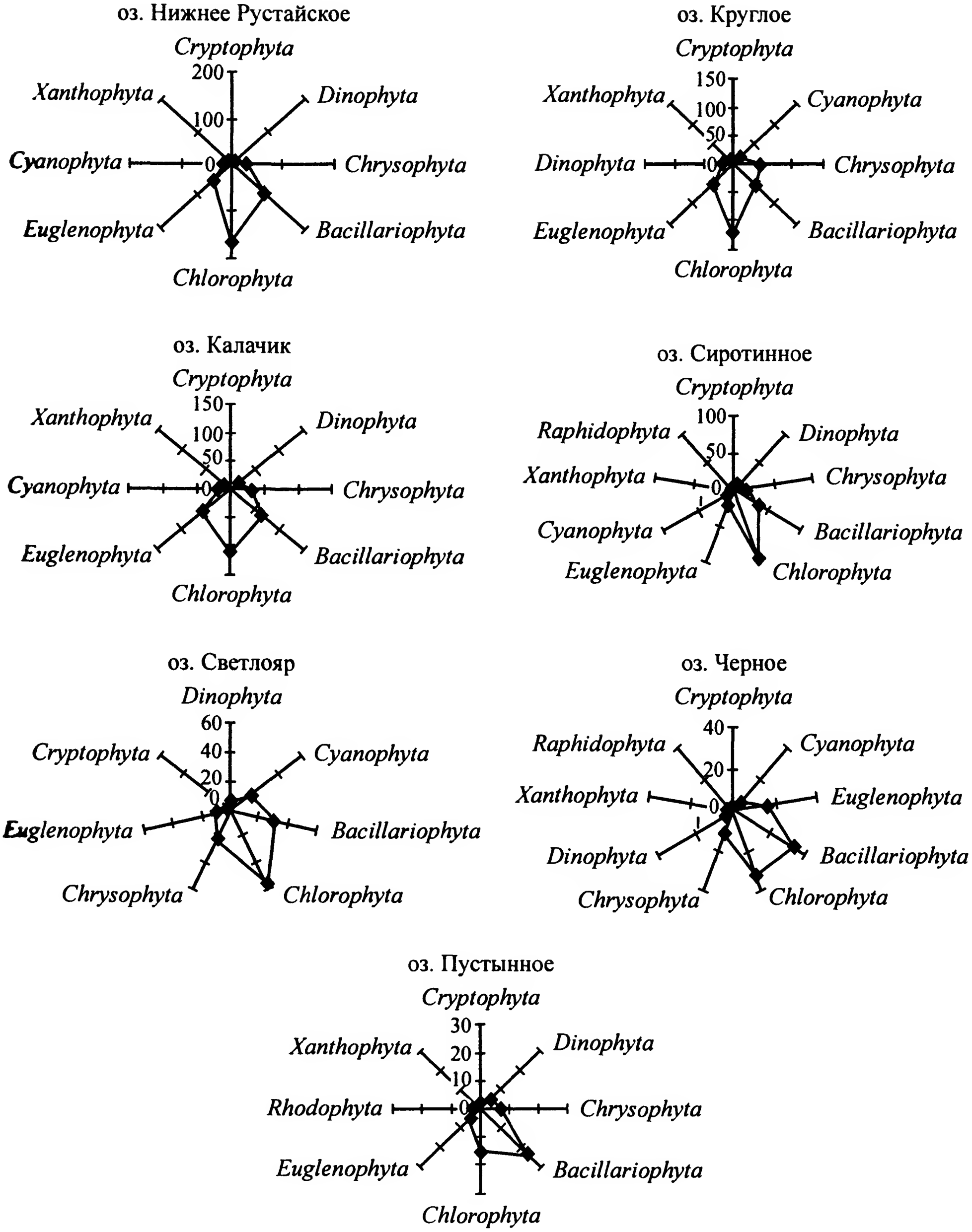
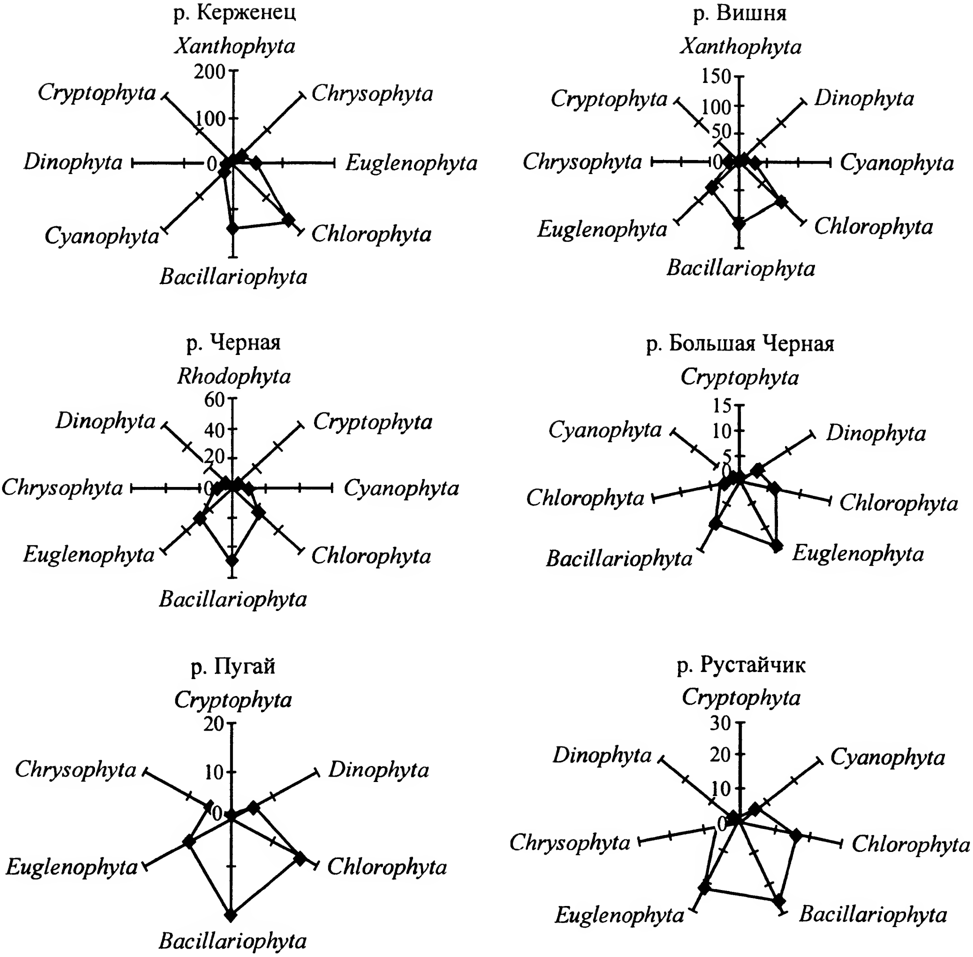


Рис. 2. Таксономический состав альгофлоры исследованных озер.
По оси ординат — число видов, разновидностей и форм.

озерного и прудового типа — *Euglenales* (2). Сравнение перечня ведущих порядков альгофлоры рек и водохранилищ бассейна Средней Волги (Охапкин, 1998), городских озер (Охапкин и др., 2002) и изученных водоемов показало достаточно высокое сходство их состава, что можно рассматривать как региональный признак. Особенностью альгофлоры водоемов заповедной территории является усиление роли видов пор. *Euglenales* вследствие значительной заболоченности территории водосбора и повышенной цветности вод.


р. Керженец

р. Вишня

р. Черная

р. Большая Черная

р. Пугай

р. Рустайчик

Рис. 3. Таксономический состав альгофлоры исследованных рек.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Анализ родового спектра альгофлоры показал, что для отдельных водоемов и водотоков в группу наиболее таксономически значимых входили 35 родов из 8 отделов (диатомовые — 11, зеленые — 9, золотистые — 5, эвгленовые — 4, синезеленые — 3, желтозеленые, криптофитовые и динофитовые — по 1). Ранговая оценка родового состава по типам водоемов (табл. 3) позволила выделить по числу видовых и внутривидовых таксонов 13 ведущих родов. Три первых ранговых места занимали *Trachelomonas*, *Scenedesmus*, *Closterium*, представляющие 18.1 % от общей альгофлоры заповедника. Роды *Trachelomonas* и *Scenedesmus* представлены наиболее полиморфными видами и имеют 30 и 15 разновидностей и форм соответственно. В реках в формировании видового состава заметнее значение диатомовых водорослей, в озерных экосистемах — зеленых. Сравнительный анализ родового состава водоемов заповедной территории и водотоков системы Средней Волги (Охапкин, 1997) показал снижение значимости родов *Navicula* и *Nitzschia* в формировании альгофлоры водных объектов заповедника. Роды *Eunotia*, *Kephyrion* и *Mallomonas*, занимающие 4-е, 9—10-е места во флоре водоемов заповедника отсутствуют в десятке ведущих родов альгофлоры водотоков бассейна Средней Волги.

ТАБЛИЦА 3

Спектр ведущих родов фитопланктона исследованных водоемов и водотоков

Род	Водоемы озерного и прудового типа		Реки		Все водные объекты	
	А	Б	А	Б	А	Б
Trachelomonas	1	7.9	1	8.0	1	7.3
Scenedesmus	2	7.5	2	6.9	2	6.9
Closterium	3—4	2.8	3	4.9	3	3.9
Eunotia	5	2.7	4	3.8	4	3.1
Cosmarium	6	2.5	9	2.1	5	2.9
Euglena	7—8	2.1	5	3.2	6	2.6
Phacus	3—4	2.8	6	2.7	7	2.5
Navicula	7—8	2.1	7	2.6	8	2.4
Kephyrion	9	1.9	—	—	9	1.7
Mallomonas	—	—	—	—	10	1.6
Staurodesmus	10	1.8	—	—	—	—
Nitzschia	—	—	8	2.2	—	—
Cymbella	—	—	10	1.9	—	—

Примечание. А — место рода; Б — доля видов и внутривидовых таксонов в общем списке водорослей данного типа водоемов, %.

Состав ведущих родов водорослей в водоемах и водотоках с разной степенью закисления и гумификации имеет свои особенности. В пойменных озерах заповедника и в оз. Светлояр, независимо от цветности и степени ацидификации, положение родов *Trachelomonas* и *Scenedesmus* (1—2-е ранги) достаточно стабильно. В ультраполигумозном оз. Черном первую позицию занимает род *Trachelomonas*, а 2—3-е места разделяют роды *Monoraphidium* и *Aulacoseira.* Общей чертой олигоацидных гуматных водоемов заповедника (Круглое, Калачик, Сиротинное) и нейтрального ультраолигогумозного оз. Светлояр является увеличение разнообразия родов *Dinobryon*, *Mallomonas* и *Monoraphidium*. В мезоацидном оз. Пустынном происходит смена лидирующих таксонов, первые ранговые места здесь занимают роды *Eunotia* (8.6) и *Oocystis* (6.9 %). В таксономической структуре речной альгофлоры по мере увеличения цветности воды наблюдается закономерное возрастание вклада видов рода *Trachelomonas* с максимальными значениями для р. Большая Черная, а также снижение участия в формировании планктонной флоры видов рода *Scenedesmus.*

Сопоставление таксономической структуры планктонной флоры других изученных в альгологическом отношении заповедников России (Корнева, 1994; Бочка, 1995; Медведева, 1997; Рожкова, 1998; Анисимова, 2001; Анисимова, Кезля, 2002; Палагушкина и др., 2002) показало, что основу флористического разнообразия в них создавали зеленые и диатомовые водоросли. Для заповедников европейской части страны отмечено устойчивое высокое положение рода *Trachelomonas* (1—2-е ранги); Сибири и Дальнего Востока — рода *Navicula.* Своеобразие альгофлор отдельных заповедников проявлялось в разнообразии доминирующих родов. Список ведущих в общей флоре Керженского заповедника родов дополняли представители диатомовых, зеленых, золотистых, криптофитовых и синезеленых водорослей.

Большая часть обнаруженных видов водорослей отмечена в 1—3 водных объектах, что сходно с другими ранее изученными водоемами (Охапкин, 1998; Корнева, 2000; Охапкин и др., 2002). Список водорослей, встреченных только в одном водоеме, составлял в озерах 335 (47.7 % от общего состава водорослей) видов, разно-

ТАБЛИЦА 4

Соотношение видов-индикаторов pH в озерах, %

	Озера						
	Светлояр	Нижнее Рустайское	Круглое	Калачик	Сиротинное	Черное	Пустынное
Значение pH	7.4	7.1	5.8	5.7	6.6	5.7	4.1
Алкалифилы	40.4	59	58.1	46.5	57.6	51.7	27.7
Индифференты	57.1	28	30.5	29.3	19.2	24.1	33.3
Ацидофилы + ацидобионты	4.7	19.7	27.7	24	23	24.1	38.8

видностей и форм; в реках — 345 (55.2 %). Общими для всех изученных озер были *Chrysococcus rufescens* Klebs., *Peridiniopsis quadridens* (Stein.) Bourr., *Trachelomonas volvocina* Ehr., *Tetraedron minimum* (A. Br.) Hansg., *Oocystis lacustris* Chod. и *Chlamydomonas* sp., *Cryptomonas* sp. (для озер заповедника этот список пополнили *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz. и *Mougeotia* sp.); для рек (всего 5) — *Chrysococcus rufescens*, *Trachelomonas hispida* (Perty) Stein emend. Defl., а также *T. volvocina*, *Cryptomonas* sp., *Chlamydomonas* sp.

В списке редких видов обнаруженных в составе альгофлоры водоемов и водотоков заповедника с единичной встречаемостью отмечены представители золотистых, диатомовых, желтозеленых, рафидофитовых, эвгленовых и зеленых водорослей. Интересной стала находка в двух водоемах (оз. Пустынное, р. Черная) красной пресноводной водоросли *Chantransia pygmaea* Kütz., которую предлагается включить как редкий вид в Красную книгу Нижегородской обл. (Юлова, 2001).

Во всех отделах, кроме диатомовых и эвгленовых, основу флористического списка исследуемых водных объектов составляли истинно-планктонные, космополитические формы, индифферентные по отношению к солености и pH воды. Соотношение видов-индикаторов pH (оценено по диатомовым и золотистым водорослям, для которых имеются хорошо разработанные шкалы) в озерах, различающихся по степени ацидификации, показало, что число ацидофилов и ацидобионтов возрастало с увеличением кислотности воды (табл. 4). Половина обнаруженных водорослей (50.4 %) являются индикаторами сапробности воды. Среди них преобладали индикаторы β-мезосапробной степени загрязнения, хотя достаточно разнообразно представлены олигосапробы и представители промежуточной степени загрязнения между β-мезо- и олигосапробной (37.5 %).

Одним из показателей систематического разнообразия флоры является родовой коэффициент (отношение числа видов к числу родов), который к тому же рассматривается как наиболее независимый от площади изучаемой флоры (Шмидт, 1984). Для флоры водорослей водоемов охраняемых территорий Нижегородского Южного Заволжья родовой коэффициент составил 3.9 (табл. 5). При сравнении значений родового коэффициента, приводимых для альгофлор водоемов других охраняемых территорий, установлено, что этот показатель выше, чем в Дарвинском заповеднике (Вологодская обл.) — 2.4 (Корнева, 1994); Олекминском (юго-запад Якутии) — 2.3 (Рожкова, 1998); Центрально-Черноземном (Курская обл.) — 3.3 (Анисимова, 2001); Волжско-Камском (Татарстан) — 2.3 (Палагушкина и др., 2002). Наиболее близкие значения родового коэффициента зарегистрированы для водоемов Якутии — 3.8 (Васильева, 1989) и озер Нижнего Новгорода — 3.7 (Старцева, 2002).

Сравнение значений родового коэффициента, рассчитанных для разных отделов (табл. 5), показало максимальное насыщение рода видами для эвгленовых (ро-

ТАБЛИЦА 5

Таксономическая структура и родовая насыщенность исследованных водных объектов

Отдел	Число					Родовая насыщенность (видовыми таксонами)
	родов	видов	разновидностей и форм	идентифицированных до рода	всего	
Cyanophyta	19	52	6	6	64	2.7
Chrysophyta	12	62	3	6	71	5.2
Bacillariophyta	34	157	41	18	217	4.6
Xanthophyta	10	24	—	3	27	2.4
Cryptophyta	2	10	1	2	13	5
Dinophyta	11	24	1	5	30	2.2
Raphidophyta	2	2	—	—	2	1
Euglenophyta	13	87	49	8	144	6.7
Chlorophyta	79	295	34	15	340	3.7
Rhodophyta	2	2	—	—	2	1
Всего	**184**	**718**	**135**	**63**	**913**	**3.9**

довой коэффициент 6.7), золотистых (5.2) и криптофитовых водорослей (5.0). Несмотря на лидирующее положение по общему числу видов, диатомовые и зеленые водоросли занимают лишь 4—5-е места по значению родового коэффициента (4.6 и 3.7 соответственно), что объясняется наличием большого числа маловидовых родов.

В изученных водоемах и водотоках соотношение числа родов и порядков, видов и родов, видов и внутривидовых таксонов наиболее высоки в оз. Нижнее Рустайское и р. Керженец (табл. 6). По мере увеличения ацидности, а также изменения цветности как в сторону олиго-, так и полигумозности, насыщенность альгофлор

ТАБЛИЦА 6

Соотношение таксономических рангов в альгофлоре водных объектов

Водоемы	Соотношение числа		
	родов/порядков	видов/родов	видов/внутривидовых таксонов
Озера			
Нижнее Рустайское	4.8	2.7	8.1
Круглое	4.6	2.4	9.3
Калачик	4.7	2.4	9.4
Сиротинное	4.6	1.7	12.8
Черное	3.3	1.4	18
Пустынное	2.2	1.2	22
Светлояр	3.9	1.6	11.7
Все озера	**5.5**	**3.5**	**6.7**
Реки			
Керженец	5.5	2.7	6.3
Вишня	4.8	2.4	5.4
Черная	3.1	1.5	7.2
Большая Черная	2.5	0.9	12.5
Пугай	2.6	1.1	13.3
Рустайчик	2.7	1.3	10.3
Все реки	**6.2**	**3.3**	**5.0**

видовыми и внутривидовыми таксонами уменьшается и возрастает доля маловидовых родов, что характерно для экосистем со стрессовыми условиями существования (Охапкин, 1998; Рожкова, 1998; Корнева, 2000; Охапкин и др., 2002). Большая доля родов, представленных одним видом, отмечена в мезоацидном оз. Пустынном (63) и ультраполигумозной р. Большая Черная (61 %). В общем списке водорослей роды, представленные 1—2 видами, составляют 41.8 %.

Выводы

1. Альгофлора исследуемых водных объектов представлена зелеными и диатомовыми (со значительным участием эвгленовых) водорослями. Своеобразие планктонной флоры изученных водоемов определяется физико-географическими и гидрохимическими факторами, залесенным и заболоченным характером водосбора.

2. Жесткие условия обитания (низкая минерализация, повышенные значения цветности и кислотности воды) способствуют упрощению видовой структуры альгоценозов: снижается видовое богатство, возрастает доля маловидовых родов.

3. В водных объектах с pH 5.5—7.4 более высокое видовое богатство отмечено в мезо- и мезополигумозных водоемах в сравнении с олиго- и полигумозными. С увеличением цветности и концентрации железа возрастает доля эвгленовых водорослей, в основном за счет разнообразия трахеломонад.

4. Фитопланктон мезоацидных водоемов характеризуется самыми низкими значениями общего и удельного видового богатства, отсутствием синезеленых водорослей и увеличением в составе доли ацидофильных форм.

5. Сравнение таксономической структуры планктонной флоры заповедных территорий России показало, что их основу создают зеленые и диатомовые водоросли, а специфичность альгофлор отдельных заповедников проявляется в различном составе доминирующих родов.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность сотруднику Государственного природного заповедника «Керженский» к. б. н. Н. Г. Баянову за помощь в отборе и транспортировке проб, а также начальнику Центра по мониторингу загрязнения окружающей среды Нижегородского ЦГМС-Р Н. В. Андрияновой за предоставленные материалы по гидрохимии исследованных водоемов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова О. В. Зеленые (*Chlorophyta*) и диатомовые (*Bacillariophyta*) водоросли водоемов Зоринского участка Центрально-черноземного биосферного заповедника по сборам 1999 г. // Природные условия и биологическое разнообразие Зоринского заповедного участка в Курской области. Тр. Центрально-черноземного государственного заповедника. Тула, 2001. Вып. 17. С. 96—114.

Анисимова О. В., Кезля Е. М. Дополнение к альгофлоре водоемов Зоринского участка Центрально-Черноземного заповедника // Растительный покров Центрально-черноземного заповедника. Тр. Центрально-черноземного государственного заповедника. Тула, 2002. Вып. 18. С. 269—273.

Баянов Н. Г., Юлова Г. А. К вопросу о происхождении и современном экологическом состоянии некоторых озер Нижегородского Заволжья // Вестн. Нижегородского гос. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биол. Н. Новгород, 2001. Вып. 1 (2). С. 91—103.

Бочка А. Б. Водоросли водоемов Баргузинского биосферного государственного природного заповедника (Россия): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1995. 18 с.

Васильева И. И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии. Якутск, 1989. 48 с.

Заповедные места Нижегородской области. Н. Новгород, 1991. 191 с.

Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984. 207 с.

Корнева Л. Г. Фитопланктон как показатель ацидных условий в небольших лесных озерах // Структура и функционирование экосистем ацидных озер. СПб., 1994. С. 65—98.

Корнева Л. Г. Разнообразие и структура фитопланктона некоторых слабоминерализованных разнотипных лесных озер Вологодской области // Гидробиологические вопросы. Якутск, 2000. Ч. 2. С. 94—106.

Лаврентьева Г. М. Фитопланктон малых озер северо-запада СССР как ценоз и проблема управления экосистемами рыбохозяйственных водоемов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1982. 44 с.

Медведева Л. А. Водоросли Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1997. 19 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 240 с.

Никулина В. Н. Особенности фитопланктонных сообществ светловодно-ацидных и гумифицированных озер Южной Карелии // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Тр. ЗИН РАН. СПб., 1997. Т. 272. С. 29—47.

Охапкин А. Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 48 с.

Охапкин А. Г. Видовой состав фитопланктона как показатель условий существования в водотоках разного типа // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 9. С. 1—13.

Охапкин А. Г., Юлова Г. А., Старцева Н. А. Состав и эколого-флористическая характеристика фитопланктона малых водоемов урбанизированных территорий (на примере г. Нижнего Новгорода) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 78—88.

Палагушкина О. В., Бариева Ф. Ф., Унковская Е. Н. Видовой состав, биомасса и продуктивность фитопланктона озер Раифского участка Волжско-Камского заповедника и его охранной зоны // Тр. Волжско-Камского государственного заповедника. Казань, 2002. Вып. 5. С. 37—53.

Рожкова О. Ю. Водоросли водотоков Олекминского заповедника. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 1998. 21 с.

Розенберг Г. С., Саксонов С. В., Гелашвили Д. Б. и др. Биологическое разнообразие: сущность, оценка, охрана, управление // Биологическое разнообразие заповедных территорий: Оценка, охрана, мониторинг. М.; Самара, 1999. С. 7—22.

Старцева Н. А. Состав и структура фитопланктона малых водоемов урбанизированного ландшафта (на примере г. Нижнего Новгорода): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2002. 24 с.

Чеботарев А. И. Гидрологический словарь. Л., 1978. 308 с.

Чекрыжева Т. А. Индикация по фитопланктону озер бассейна реки Шуи (Карелия) с разной степенью закисления и гумификации // Тез. докл. V Всероссийск. конф. по водным растениям «Гидроботаника-2000». Борок, 2000. С. 90—91.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Юлова Г. А. Водоросли водоемов Керженского заповедника // Тр. ГПЗ «Керженский». Н. Новгород, 2001. Т. 1. С. 172—213.

Genter R. B., Amyot D. J. Freshwater benthic algal population and community changes due to acidity and aluminum-acid mixtures in artificial streams // Environ. Toxicol. and Chem. 1994. Vol. 13. N 3. P. 369—380.

Nixdorf B., Lessmann D., Steinberg C. E. W. The importance of chemical buffering for pelagic and benthic colonization in acidic waters // Water, Air, and Soil Pollution. 2003. Vol. 3. P. 27—46.

SUMMARY

Based on the data of 1994—2002, the analysis of the plankton flora of different kinds of water bodies (rivers, lakes, ponds) located on protected areas (Nizhny Novgorod Region, South Zavolzhye) was conducted. 913 species, varieties and forms of algae were found. The composition and the taxonomic structure of the algoflora in the studied water bodies was compared with those in other protected water bodies and with phloristic characteristics of water bodies and streams on anthropogenically transformed area (the town of Nizhny Novgorod). It is shown that peculiarity of plankton flora in water bodies was mainly resulted from physical geographical and hydrochemical factors, also from forest and boggy character of catchment area.

УДК 582.29 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ ГОРОДА ПСКОВА.
2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ

N. V. MALYSHEVA. THE LICHENS OF PSKOV. 2. DISTRIBUTION OF EPIPHYTIC LICHENS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 25.03.2004

Выявлены приуроченность и распределение эпифитных лишайников г. Пскова по древесным породам. Из 73 видов эпифитных лишайников 35 поселяются на 18 видах деревьев и кустарников родом из Северной Америки, 30 — на 27 видах из Азии, 35 — на 22 видах родом из Западной Европы. На 25 видах аборигенных деревьях и кустарниках выявлен 61 вид лишайников. Делается вывод, что местные породы заселяются лишайниками лучше.

Ключевые слова: лишайники, эпифиты, интродуценты, лихенофлора городов, г. Псков.

Эпифитные лишайники составляют в лихенофлоре г. Пскова подавляющее большинство — 73 вида из 83, или 88 % (Малышева, 2004). Характерной чертой городских флор является значительная доля интродуцентов — древесных растений, используемых в озеленении, родом из Северной Америки, Западной Европы и Азии. Особенно хорошо это выражено в г. Пскове, на территории которого имеется старый Ботанический сад, дендропарки, питомники, сохранились старые посадки на приусадебных участках и создано много новых насаждений с использованием экзотов. Из 219 видов деревьев и кустарников, растущих в городе, аборигенных видов 60, а остальные — интродуценты (159 видов, или 73 %) (Соколова, 2003а). Задачей данного раздела работы являлось выявление приуроченности лишайников к определенным видам деревьев и кустарников, сравнение видового состава лишайников на местных породах и интродуцентах, а также выяснение соотношения основных географических элементов у городских лишайников.

Материал и методика

Сбор материала проводился в 2002—2003 гг. маршрутным методом в сочетании с методом сеточного картирования. Территория города разбивалась на квадраты со стороной 1 км. Внутри каждого квадрата на древесных растениях регистрировались видовой состав лишайников, проективное покрытие, приуроченность к местообитаниям. Собирался гербарий лишайников, а в случае необходимости — сосудистых растений. Были изучены лишайники различных элементов городского ландшафта: исторических и современных садов и парков, в том числе арборетумов, некрополей, транспортных магистралей, набережных, жилых кварталов, промышленной зоны, лесопарков, а также территорий санаториев и курортов.

Всего на территории г. Пскова нами было собрано и определено свыше 2000 образцов эпифитных лишайников. Определение проводилось с применением морфологического, анатомического и биохимического методов в Лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Определение сосудистых растений, в том числе интродуцентов, проводилось И. Г. Соколовой. Гербарий хранится на кафедре ботаники Псковского государственного педагогического института, частично в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Названия видов лишайников приведены в основном по работе R. Santesson (1993) с учетом последних работ по систематике, латинские названия высших растений — по С. К. Черепанову (1995) и Н. Н. Цвелёву (2000).

Результаты и обсуждение

На территории г. Пскова выявлено 73 вида эпифитных лишайников. На деревьях и кустарниках родом из Северной Америки поселяются 35 видов, из Западной Европы — 35, из Азии — 30 видов лишайников (см. список). Местные виды деревьев и кустарников заселяются лишайниками значительно лучше: на них обнаружен 61 вид лишайников (см. список и таблицу), что подтверждает полученные нами ранее данные при изучении арборетумов С.-Петербурга и его окрестностей (Малышева, 1995; Малышева и др., 2002). Особенно наглядно это показывает отношение числа видов лишайников к числу видов древесных растений, т. е. среднее число видов лишайников, приходящееся на 1 древесную породу (см. таблицу).

Распределение числа видов эпифитных лишайников по местным и интродуцированным древесным породам в г. Пскове

Группы древесных растений	Число видов		Отношение числа видов лишайников к числу древесных растений
	древесных растений	лишайников	
Интродуценты:			
Из Сев. Америки	18 (20)	35 (48)	1.94
Из Европы	22 (24)	35 (48)	1.59
Из Азии	27 (29)	30 (41)	1.11
Местные растения	25 (27)	61 (84)	2.44
Всего	**92 (100)**	**73 (100)**	**0.78**

Примечание. Цифра перед скобками — абсолютное число видов, в скобках — доля от общего числа видов, %. Поскольку ряд видов лишайников поселяется на многих деревьях и кустарниках, сумма составляет более 100 %.

Приуроченность лишайников г. Пскова к определенным деревьям и кустарникам

Индексы видов лишайников соответствуют 1-й части работы (Малышева, 2004)[1]:

1 — *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid.; 2 — *Anaptychia ciliaris* (L.) Körb.; 3 — *Arthopyrenia punctiformis* (Pers.) A. Massal.; 4 — *Bacidia globulosa* (Flörke) Hafellner et V. Wirth; 5 — *B. pulchra* (Oxner) Oxner; 6 — *Buellia pharcidia* (Ach.) Malme; 7 — *B. schaereri* De Not.; 8 — *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.; 10 — *C. holocarpa* (Hoffm.) A. E. Wade; 12 — *Candelaria concolor* (Dicks.) Stein; 14 — *C. vitellina* (Hoffm.) Müll Arg.; 15 — *C. xanthostigma* (Ach.) Lettau; 16 — *Chaenotheca chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr.; 17 — *Cladonia coniocraea* (Flörke) Spreng.; 18 — *C. fimbriata* (L.) Fr.; 19 — *Evernia prunastri* (L.) Ach.; 20 — *Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy; 21 — *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.; 22 — *H. tubulosa* (Schaer.) Hav.; 23 — *Lecania cyrtella* (Ach.) Th. Fr.; 24 — *L. dubitans* (Nyl.) A. L. Sm.; 25 — *L. fuscella* (Schaer.) A. Massal.; 26 — *L. koerberiana* J. Lahm.; 27 — *L. naegelii* (Hepp) Diederich et P. Boem; 28 — *Lecanora allophana* Nyl.; 29 — *L. argentata* (Ach.) Malme; 30 — *L. carpinea* (L.) Vain.; 31 — *L. chlarotera* Nyl.; 34 — *L. hagenii* (Ach.) Ach.; 35 — *L. intumescens* (Rebent.) Rabenh.; 36 — *L. leptyrodes* (Nyl.) Degel.; 37 — *L. populicola* (DC.) Duby; 38 — *L. pulicaris* (Pers.) Ach.; 39 — *L. symmicta* (Ach.) Ach.; 40 — *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel; 41 — *Lepraria incana* (L.) Ach.; 42 — *Melanelia exasperata* (De Not.) Essl.; 43 — *M. exasperatula* (Nyl.) Essl.; 44 — *M. septentrionalis* (Lynge) Essl.; 45 — *M. subargentifera* (Nyl.) Essl.; 46 — *M. subaurifera* (Nyl.) Essl.; 47 — *Micarea nitsch-*

---

[1] Ряд видов (№ 9, 11, 13, 32, 33, 51, 52, 65, 78, 79) не являются эпифитами и поэтому отсутствуют в приводимом списке.

keana (J. Lahm. ex Rabenh.) Harm.; 48 — *Opegrapha rufescens* Pers.; 49 — *Parmelia sulcata* Taylor; 50 — *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale; 53 — *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg; 54 — *P. orbicularis* (Neck.) Moberg; 55 — *Phlyctis agelaea* (Ach.) Flot.; 56 — *P. argena* (Spreng.) Flot.; 57 — *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier; 58 — *P. aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fürnr.; 59 — *P. dubia* (Hoffm.) Lettau; 60 — *P. stellaris* (L.) Nyl.; 61 — *P. tenella* (Scop.) DC.; 62 — *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt; 63 — *P. distorta* (With.) J. R. Laundon; 64 — *P. enteroxantha* (Nyl.) Poelt; 66 — *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf; 67 — *Ramalina farinacea* (L.) Ach.; 68 — *R. fraxinea* (L.) Ach.; 69 — *R. pollinaria* (Westr.) Ach.; 70 — *Rinodina conveluxa* H. Magn.; 71 — *R. exigua* (Ach.) Gray; 72 — *R. pyrina* (Ach.) Arnold; 73 — *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda; 74 — *S. sarothamni* (Vain.) Vězda; 75 — *Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale; 76 — *Usnea hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg.; 77 — *U. subfloridana* Stirt.; 80 — *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr.; 81 — *X. fallax* (Hepp) Arnold; 82 — *X. parietina* (L.) Th. Fr.; 83 — *X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber.

Виды сосудистых растений, занесенные в «Красную книгу РСФСР» (1988) отмечены значком «*», культивируемые как плодовые деревья и кустарники — «#».

1. Растения Северной Америки

Abies balsamea (L.) Mill. — 10, 34, 60, 70, 73, 82, 83
Picea glauca (Moench) Voss — 21, 34, 61, 73, 82, 83
P. pungens Engelm. — 21, 34, 53, 54, 57, 59—61, 72, 74, 82, 83
Pinus strobus L. — 10, 21, 29, 34, 35, 38, 39, 43, 49, 54, 60, 61, 73, 82, 83
Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco — 10, 34, 36, 38, 39, 49, 60, 70, 73, 74, 82, 83
Thuja occidentalis L. — 10, 21, 34, 39, 49, 53, 54, 60, 61, 72, 73, 82, 83
Acer negundo L. — 10, 34, 39, 54, 57, 73, 82
A. saccharinum L. — 30, 34, 36, 40, 72, 82, 83
#*Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch — 54, 82
Fraxinus pennsylvanica Marsh. — 14, 26, 34, 38, 59, 73, 74, 82
Elaeagnus commutata Bernh. ex Rydb. — 34, 54, 82
Padellus pensylvanica (L. f.) Eremin et Yushev — 10, 19, 21, 22, 29, 30, 34, 38, 43, 49, 54, 57, 60, 61, 68, 73, 82, 83
**Populus balsamifera* L. — 12, 19, 21, 46, 54, 58, 61, 83
P. deltoides Marsh. — 54, 81, 82
Quercus rubra L. — 15, 30, 34, 54, 73, 82, 83
Ribes aureum Pursh — 54, 61, 82
Robinia pseudoacacia L. — 4, 10, 54, 82
Symphoricarpos rivularis Suksdorf — 54

2. Растения Азии

Abies sibirica Ledeb. (Евразия) — 34, 54, 72—74, 82
Biota orientalis Endl. — 54, 82
Juniperus sabina L. — 34, 54
Larix sibirica Ledeb. (Евразия) — 10, 14, 15, 21, 29, 34, 49, 53, 54, 57, 59—61, 64, 71, 73, 74, 80—83
Pinus sibirica Du Tour — 34, 39, 53, 54, 60, 73, 82, 83
**Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. ex Endl. — 57
Acer ginnala Maxim. — 49, 54, 59, 61, 73, 82
#*Armeniaca vulgaris* Lam. — 10, 34, 54, 73, 82
#*Berberis thunbergii* DC. — 10, 23, 54, 82
Caragana arborescens Lam. — 10, 14, 34, 54, 73, 82

Caragana frutex (L.) C. Koch (Евразия) — 54
Cotoneaster lucidus Schlecht. — 21, 54, 59—61, 83
#*Hippophaë rhamnoides* L. (Евразия) — 54, 82
Juglans mandshurica Maxim. — 5, 10, 15, 21, 24, 30, 34, 36, 49, 54, 57, 59—61, 73, 82
Lonicera edulis Turcz. ex Freyn — 54, 82
L. tatarica L. — 10, 34, 54, 73, 82
Malus prunifolia (Willd.) Borkh. — 34, 54, 59, 61, 73, 82
M. × *purpurea* (Barbier) Rehd. — 10, 34, 48, 54, 73, 82
Padus maackii (Rupr.) Kom. — 54, 73, 82
Phellodendron amurense Rupr. — 21, 43, 49, 57, 59, 82
Populus alba L. (Евразия) — 10, 15, 18, 19, 21, 34, 49, 54, 60, 63, 82
P. laurifolia Ledeb. — 54, 82
P. nigra L. (Евразия) — 10, 15, 29, 54, 57, 73, 82
Prunus cerasifera Ehrh. — 82
Pyrus ussuriensis Maxim. — 54
Sibiraea altaiensis (Laxm.) C. K. Schneid. — 10, 54, 82
Swida alba (L.) Opiz (Евразия) — 82

3. Растения Западной Европы

Larix decidua Mill. — 21, 39, 49, 54, 60, 61, 73, 83
Pinus mugo Turra — 54, 82
P. nigra Arn. — 54, 60
Acer tataricum L. — 21, 30, 34, 43, 49, 54, 60, 61, 74, 82, 83
Aesculus hippocastanum L. — 10, 15, 29, 30, 34, 49, 53, 54, 57, 73, 82
#*Aronia mitschurinii* Skvorts. et Maitul. — 34, 54, 82, 83
#*Berberis vulgaris* L. — 27, 34, 54, 61
#*Cerasus vulgaris* Mill. — 15, 43, 49, 54, 57, 59, 60, 73, 80, 82
#*Crataegus monogyna* Jacq. — 53, 54, 60, 73, 82, 83
Euonymus europaea L. — 34, 49, 54, 61, 82
Ligustrum vulgare L. — 20, 34, 54, 57, 61, 73
#*Malus domestica* Borkh. — 10, 15, 21, 22, 30, 34, 39, 43, 49, 54, 57, 59—61, 73, 74, 82, 83
Philadelphus coronarius L. — 54
#*Pyrus communis* L. — 15, 21, 29, 34, 49, 53, 54, 57, 61, 73, 82
Salix alba L. — 3, 10, 14, 15, 34, 53, 54, 60, 73, 82
Sambucus racemosa L. — 10, 54, 73, 82
Sorbus intermedia (Ehrh.) Pers. — 10, 27, 28, 34, 49, 54, 60, 73, 82, 83
Syringa josikaea Jacq. f. — 21, 54, 60, 73, 74, 82, 83
S. vulgaris L. — 34, 54, 57, 82
Tilia × *vulgaris* Hayne — 49, 54, 73
T. platyphyllos Scop. — 8, 15, 36, 38, 40, 43, 49, 53, 54, 57, 59, 61, 64, 81, 82
Viburnum lantana L. — 54, 82

4. Местные породы

Juniperus communis L. — 21, 22, 34, 38, 54, 66, 73, 76, 83
Picea abies (L.) Karst. — 1, 2, 7, 15, 21, 34, 39, 41, 43, 44, 49, 54, 55, 59—61, 72, 73, 82, 83

Pinus sylvestris L. — 15, 17, 18, 20, 21, 34, 38, 39, 41, 47, 49, 54—57, 59, 61, 63, 64, 73, 74

Acer platanoides L. — 12, 15, 19, 21, 29, 34, 39, 41, 43, 49, 53, 54, 56, 57, 59—61, 63, 69, 72, 73, 80—83

Alnus incana (L.) Moench — 14, 21, 30, 34, 39, 49, 54, 60, 73, 83

Betula pendula Roth — 15, 21, 22, 39, 43, 49, 54, 59—61, 69, 73, 75, 82, 83

B. pubescens Ehrh. — 34, 54, 73, 83

#*Crataegus sanguinea* Pall. — 60, 61, 73, 82, 83

#*Corylus avellana* L. — 34, 38, 49, 54, 73, 74, 82, 83

**Cotoneaster melanocarpus* Lodd — 54, 82

Fraxinus excelsior L. — 6, 10, 15, 19, 21, 34, 37, 41, 43, 49, 53, 54, 56, 57, 59—64, 67, 73, 82, 83

F. excelsior f. *pendula* Ait. — 10, 30, 34, 38, 82

#*Padus avium* (L.) Mill. — 25, 29, 34, 43, 49, 53, 54, 57, 59, 61, 73, 74, 82, 83

Populus tremula L. — 10, 14, 15, 28, 36, 43, 54, 55, 57, 64, 82

#*Prunus domestica* L. — 34, 61, 82, 83

Quercus robur L. — 10, 15, 19—21, 29—31, 34, 38—41, 43, 49, 53, 54, 56, 57, 59, 61, 63, 64, 69, 73—75, 82, 83

Rhamnus cathartica L. — 49, 60, 83

#*Ribes nigrum* L. — 54, 60, 83

#*R. rubrum* L. — 54

Salix caprea L. — 43, 49, 53, 54, 57, 61, 69, 82, 83

S. fragilis L. — 15, 19, 28, 34, 39, 41, 49, 57, 59—61, 73, 82

S. fragilis var. *sphaerica* Hryniew. — 34, 54, 73

S. viminalis L. — 54, 82

#*Sorbus aucuparia* L. — 10, 14, 21, 29, 30, 34, 40, 43, 49, 53—55, 60, 69, 73, 82, 83

Tilia cordata Mill. — 10, 12, 15, 16, 19—22, 29—31, 34, 36, 38—45, 49, 53—61, 63, 64, 66, 69, 73, 75—77, 81—83

Ulmus glabra Huds. — 15, 19, 27, 29, 34, 39, 40, 43, 45, 49, 53, 54, 56—58, 60—64, 69, 73, 74, 82, 83

U. laevis Pall. — 6, 10, 12, 15, 19, 25, 43, 50, 54, 56, 57, 59, 61, 63, 64, 68, 69, 77, 80, 82

#*Viburnum opulus* L. — 54, 60, 61, 73, 82

Наибольшее число видов лишайников (61) обнаружено на местных породах. Среди местных пород (широко распространенных в Псковской обл.) наиболее заселенными лишайниками оказались липа (*Tilia cordata*) (42 вида лишайников), дуб (*Quercus robur*) (29), клен остролистный (*Acer platanoides*) (25), вяз шершавый (*Ulmus glabra*) (25) и гладкий (*U. laevis*) (20), а из хвойных — сосна (*Pinus sylvestris*) (21) и ель (*Picea abies*) (20). Менее всего лишайников найдено на *Ribes rubrum* (1), *Cotoneaster melanocarpus* (2), *Rhamnus cathartica* (3), *Ribes nigrum* (3), *Prunus domestica* (4) и др. Это может быть связано с уходом за культурными плодовыми деревьями и кустарниками. Следует отметить, что *Rhamnus cathartica* находится в Псковской обл. на северном пределе распространения.

Среди экзотов, родиной которых является Северная Америка, наибольшее число видов лишайников найдено на *Padellus pensylvanica* (18 видов) и на хвойных — *Pinus strobus* (15), *Thuja occidentalis* (13), *Picea pungens* (12), *Pseudotsuga menziesii* (12). Возможно, отчасти это связано с широким применением некоторых из них в озеленении города (Соколова, 2003б). Однако, например, на белой акации — *Robinia pseudoacacia*, образующей в Пскове целые аллеи, обнаружено всего 4 вида лишайников. Мало лишайников найдено на *Symphoricarpos rivularis* (1), *Amelanchier spicata* (2), *Elaeagnus commutata* (3), *Populus deltoides* (3), *Ribes aureum* (3).

Среди растений, интродуцированных из Азии, следует отметить как наиболее заселенные лишайниками *Larix sibirica* (21 вид) и *Juglans mandshurica* (16), а как наименее заселенные — *Caragana frutex* (1), *Hippophaë rhamnoides* (2), *Lonicera edulis* (2) и из хвойных — *Taxus cuspidata* (1), *Biota orientalis* (2), *Juniperus sabina* (2).

Из европейских видов деревьев и кустарников более всего видов лишайников обнаружено на *Malus domestica* (18 видов), *Tilia platyphyllos* (15), а менее всего — на *Philadelphus coronarius* (1), *Viburnum lantana* (2).

Наиболее часто на экзотах поселяются следующие виды — *Phaeophyscia orbicularis* (на 82 видах), *Xanthoria parietina* (72), *Lecanora hagenii* (49), *Scoliciosporum chlorococcum* (49), *Xanthoria polycarpa* (39), *Physcia tenella* (35), *Parmelia sulcata* (33). Довольно обычными являются *Physcia stellaris* (33), *Caloplaca holocarpa* (28), *Hypogymnia physodes* (26), *Physcia adscendens* (26), *Candelariella xanthostigma* (22), *Physcia dubia* (21), *Melanelia exasperatula* (19), *Phaeophyscia nigricans* (17), *Lecanora symmicta* (16). 21 вид лишайника (29 % от числа эпифитов) встречен только на одной древесной породе.

Как всегда, на деревьях отмечено больше лишайников, чем на кустарниках, что отмечалось нами ранее для С.-Петербурга (Малышева, Связева, 1996).

Следует отметить, что большинство лишайников на интродуцентах довольно обычны для Северо-Запада России. Ареалы найденных видов лишайников значительно шире ареалов высших растений. Сравнение географических элементов лихенофлоры мегаполиса С.-Петербурга, Пскова и малого города Себежа (Псковская обл.) (Малышева, 2003а—г) показывает примерно одинаковое соотношение бореальных, неморальных и мультизональных видов лишайников — 1 : 1 : 2 (эти цифры составляют для С.-Петербурга — 23, 23, 40 %, для Пскова — 24, 30, 41 %, для Себежа — 26, 25, 49 % от числа видов лихенофлоры соответственно). Однако наблюдается своеобразная географическая инверсия: на хвойных деревьях поселяются неморальные виды лишайников, а на широколиственных породах хорошо развиваются бореальные виды лишайников. Это явление отмечается и для местных, и для интродуцированных пород. Исключение составляют из хвойных деревьев: *Picea glauca* из Северной Америки, *Biota orientalis*, *Juniperus sabina*, *Pinus sibirica* — из Азии, *Pinus mugo*, *P. nigra* — из Европы, *Juniperus communis* — из местных пород. На них поселяются только бореальные или широко распространенные мультизональные виды лишайников. Из лиственных пород исключение составляют североамериканские виды — *Acer saccharinum*, *Amelanchier spicata*, *Elaeagnus commutata*, *Populus deltoides*, *Ribes aureum*, *Robinia pseudoacacia*, *Symphoricarpos rivularis*, азиатские — *Caragana frutex*, *Cotoneaster lucidus*, *Hippophaë rhamnoides*, *Lonicera edulis*, *Populus alba*, *P. laurifolia*, *Prunus cerasifera*, *Pyrus ussuriensis*, *Sibiraea altaiensis*, *Swida alba*, европейские — *Aronia mitschurinii*, *Berberis vulgaris*, *Euonymus europaea*, *Philadelphus coronarius*, *Syringa vulgaris*, *Viburnum lantana*, из местных — *Cotoneaster melanocarpus*, *Prunus domestica*, *Rhamnus cathartica*, *Ribes nigrum*, *R. rubrum*, *Salix viminalis*. На них встречаются только неморальные и мультизональные виды.

Деревья и кустарники, занесенные в «Красную книгу РСФСР» (1988) заселяются лишайниками по-разному. Если на *Taxus cuspidata* обнаружен 1 вид лишайника, на *Cotoneaster melanocarpus* — 2, то на *Populus balsamifera* — 8 видов лишайников. На *Pinus nigra*, виде нуждающемся в охране на территории Псковской обл. (Соколова, 2003б), обнаружено 2 вида лишайников (см. список).

На культивируемых древесных плодовых растениях обнаружено 30 видов лишайников (см. список). Больше всего лишайников найдено на яблоне — *Malus domestica* (18 видов), рябине — *Sorbus aucuparia* (17) и груше — *Pyrus communis* (11).

Заключение

Эпифитные лишайники играют важную роль в сложении городских лихенофлор. Местные виды деревьев и кустарников заселяются лишайниками лучше. Значение интродуцированных деревьев и кустарников родом из Северной Америки, Азии и Западной Европы в распределении лишайников на городских территориях весьма существенно. Например, на территории Пскова лишайники поселяются на 67 видах экзотов, используемых в озеленении. Сравнение географических элементов лихенофлоры мегаполиса С.-Петербурга, Пскова и малого города Себежа (Псковская обл.) показывает примерно одинаковое соотношение бореальных, неморальных и мультизональных видов лишайников, равное 1 : 1 : 2.

Благодарности

Выражаю сердечную благодарность И. Г. Соколовой, Г. Ю. Конечной за помощь в определении древесных растений, О. А. Связевой за уточнение ареалов древесных растений.

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» (договор № Э 0404).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 591 с.

Малышева Н. В. Лишайники арборетумов Санкт-Петербурга и его окрестностей // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 54—64.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 2003а. 100 с. (Тр. С.-Петерб. общ-ва естествоиспыт. СПб. Сер. 3. Т. 79).

Малышева Н. В. Лишайники города Себежа // Природа Псковского края. 2003б. Вып. 15. С. 10—13.

Малышева Н. В. Лишайники малых городов Северо-Запада России // Бот. журн. 2003в. Т. 88. № 10. С. 40—50.

Малышева Н. В. Лишайники малых городов северо-запада и центра европейской части России // Ботанические исследования Азиатской России: Матер. XI съезда РБО (18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул). Барнаул, 2003. Т. 1. С. 177—178.

Малышева Н. В. Лишайники города Пскова. 1. Краткий анализ лихенофлоры // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 7. С. 1069—1076.

Малышева Н. В., Связева О. А. О заселении лишайниками интродуцированных древесных пород в Ботаническом саду Ботанического института РАН (Санкт-Петербург) // Бюл. Главн. бот. сада. 1996. Вып. 173. С. 62—67.

Малышева Н. В., Лукс Ю. А., Латманизова Т. М. Лишайники дендрологического парка «Отрадное» Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Карельский перешеек, Ленинградская область) // Новости систематики низших растений. СПб., 2002. Т. 36. С. 169—181.

Соколова И. Г. Деревья и кустарники города Пскова // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 11. С. 79—86.

Соколова И. Г. Древесные растения г. Пскова. (Справочные материалы). Псков, 2003б. 203 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Santesson R. Lichens and lichencolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

SUMMARY

The substrate ecology of epiphytic lichens in Pskov is discussed. Among 73 lichen species, 35 are collected on 18 woody species introduced from North America, 30 lichen species on 27 species from Asia, 35 on 22 species from Europe. 61 lichen species are found on 25 species of aboriginal trees and shrubs. Thus, lichens distinctly prefer the indigenous trees as a substrate.

УДК 582.331.3(574.4 + 571.1/5)

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© В. А. Бакалин,[1] Г. С. Таран[2]

РОД *RICCIA* (*HEPATICAE*) В СИБИРИ И ВОСТОЧНОМ КАЗАХСТАНЕ

V. A. BAKALIN, G. S. TARAN. THE GENUS *RICCIA* (*HEPATICAE*) IN SIBERIA AND THE EAST KAZAKHSTAN

[1] Полярно-Альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН
184256 Мурманская обл., Кировск-6, Ботанический сад
Факс (81531) 53007
E-mail: v_bak@aprec.ru
[2] Югорский научно-исследовательский институт информационных технологий
628011 Тюменская обл., Ханты-Мансийск, ул. Мира, 151
Факс (34671) 52519
E-mail: gtaran@mail.ru

Поступила 15.05.2003
Окончательный вариант получен 01.03.2004

Проведен анализ распространения видов рода *Riccia* L. на территории Сибири и Восточного Казахстана. Всего на этой территории было выявлено 10 видов, два из которых — *R. canaliculata* Hoffm. и *R. lamellosa* Raddi — приводятся для нее впервые. Рассмотрены отличия всех выявленных таксонов от морфологически близких. Даны экологическая характеристика основных местообитаний видов *Riccia* в изученном регионе и оценка их встречаемости на речных отмелях. Составлен ключ для определения видов рода *Riccia*, известных из Сибири и Среднеазиатской части СНГ.

Ключевые слова: *Riccia*, *Ricciaceae*, *Hepaticae*, Сибирь, Восточный Казахстан, экология *Riccia*.

Riccia L. является довольно крупным родом печеночников (*Hepaticae*) и включает около 100 видов. Род в целом характеризуется следующими чертами: гаметофит имеет слоевищное строение; слоевища дихотомически разветвленные, обычно в форме розеток или полурозеток; основная ткань состоит из однородных клеток без масляных телец; антеридии и архегонии погружены в слоевище; спорогоны без оберток, чрезвычайно редуцированы, не имеют ножки и стопы и также являются погруженными; брюшные чешуйки без масляных телец. Виды рода в подавляющем большинстве однолетние, если многолетние, то полностью, кроме верхушек, отмирающие в неблагоприятный период года (зимой или во время летней засухи). По экологии это обычно напочвенные растения, поселяющиеся на сезонно увлажняемых участках суши (в наших местах это преимущественно речные отмели), отдельные виды водных.

Изучение рода *Riccia* проводилось многими исследователями. Наиболее значительные региональные обработки были выполнены K. Müller (1952) по Западной Европе, S. Jovet-Ast (1986) по Средиземноморью, S. Arnell (1956) по Фенноскандии, R. M. Schuster (1992) по восточной части Северной Америки. В России много лет исследованием рода *Riccia* занималась К. И. Ладыженская (1952, 1961а, б, 1970 и др.). Наиболее значимой обработкой рода для северных районов России является определитель «Печеночные мхи Севера СССР» (Шляков, 1982).

Были изучены собственные сборы видов *Riccia* из различных районов Сибири и Восточного Казахстана, а также материалы гербариев KPABG (Полярно-Альпийский ботанический сад-институт, Кировск), MHA (Главный ботанический сад, Москва) и MW (Московский государственный университет). Некоторые образцы были предоставлены нам Н. А. Константиновой и А. Ю. Королюком. Всего изучено около 60 образцов *Riccia* с изучаемой территории и более 100 из других регионов России.

Экологическая характеристика основных местообитаний видов рода *Riccia* в Сибири и Восточном Казахстане

По экологической приуроченности виды *Riccia* на исследованной территории можно разделить на три группы: водные, подовые и отмельные.

К водным относятся *Riccia fluitans* L. и *R. rhenana* Lorb. Они предпочитают водоемы или участки водоемов, защищенные от ветров и волн высокорослой растительностью: деревьями, кустарниками, зарослями гелофитов.

Подовый вид *Riccia lamellosa* Raddi собран только один раз, в Бурятии (Боргойская степь) на днище небольшого понижения, степного пода, после высыхания эфемерного водоема, покрывавшего его в начале лета.

В группу отмельных включены остальные виды: *Riccia frostii* Austin, *R. cavernosa* Hoffm., *R. canaliculata* Hoffm., *R. glauca* L., *R. bifurca* Hoffm., *R. sorocarpa* Bisch., *R. huebeneriana* Lindenb.

Основные местообитания отмельных риччий — низкие илистые, илисто-песчаные и илисто-галечные речные отмели. Подобные участки наиболее обычны в низовых частях островов и причлененных к берегу низких аллювиальных массивов, или побочней. В наиболее влажные или многоводные годы некоторые из отмельных риччий можно встретить на более высоких уровнях поймы на разъезженных и переувлажненных участках грунтовых дорог. Изредка они отмечаются на сырых грунтовых дорогах за пределами пойм.

Для успешного развития риччий на поверхности субстрата должен быть выражен илистый покров. Толщина его может варьировать от нескольких миллиметров до десятков сантиметров. Наиболее мощные отложения илов характерны для отмелей средней и нижней Оби в таежной зоне; на равнинах лесостепной зоны в поймах преобладают илисто-песчаные отложения, а в предгорных районах весьма обычны отмели, сложенные преимущественно галечным аллювием. Другое необходимое условие успешного развития — высокая освещенность местообитаний. Отмельные риччии приурочены к поймам более или менее крупных рек (Обь, Енисей, Чумыш, Чарыш, Бия, Ларьеган, Селенга и др.), где формируются достаточно обширные и хорошо освещенные отмельные площадки.

Не отличаясь высокой конкурентной способностью, риччии тяготеют к низким, или меженным отмелям, которые мало пригодны для более сильных соперников — сосудистых многолетников. Меженным отмелям свойственны резкие перепады гидрологического режима в течение одного сезона: от многомесячного затопления до ежегодного осушения продолжительностью до 3—4 мес. Именно эти колебания препятствуют устойчивому поселению на отмелях как типичных водных многолетников, не переживающих длительного осушения, так и типичных прибрежно-водных растений, погибающих во время длительных затоплений глубокими водами. Многолетники на отмелях представлены ювенильными, реже имматурными экземплярами, которые обычно уничтожаются половодьем следующего года.

Отмельные риччии являются характерным компонентом недолговечной отмельной растительности, пойменного эфемеретума (Таран, 1994, 1995). Наряду с некоторыми однолетними бриотерофитами (*Physcomitrella patens* (Hedw.) Schimp., виды рода *Physcomitrium*) риччии в этих сообществах могут формировать особый ярус, который нередко оказывается занесенным илом либо песком. Цикл развития таких ценозов весьма короткий: от 5—6 недель в полупустынной подзоне (Таран, 1993) до 9—12 недель в подзоне средней тайги (Таран, 2001).

Для массового появления риччий благоприятны годы невысоких половодий, когда меженные отмели обнажаются на несколько месяцев. Правомерно предположить, что погодичный и сезонный ритмы жизненного цикла риччий близки к ритмам их обычных спутников, сосудистых эфемеров поймы. Так, для стенотопного отмельного злака-эфемера *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel благоприятные условия для массового появления и достижения стадии плодоношения в разные годы повторяются в 65 % случаев, а для плодоношения, завершающегося массовым вызреванием и рассеиванием семян — в 35 % случаев (Таран, 2001).

Таксономический состав рода *Riccia* Сибири и Восточного Казахстана

В Сибири и Восточном Казахстане, по литературным данным и с учетом наших исследований, известно 10 видов *Riccia*: *R. bifurca*, *R. canaliculata*, *R. cavernosa*, *R. fluitans*, *R. frostii*, *R. glauca*, *R. huebeneriana*, *R. rhenana*, *R. lamellosa*, *R. sorocarpa*. 2 вида (*R. canaliculata* и *R. lamellosa*) приводятся для этой территории впервые. 3 вида (*R. bifurca*, *R. rhenana*, *R. sorocarpa*) известны для Сибири и Восточного Казахстана только по литературным данным. Образцы этих видов с данной территории изучить нам не удалось. Ниже приводится список видов Сибири и Восточного Казахстана с комментариями по их морфологии, отличиям от близких видов, распространению и экологии. Изученные образцы, если это не оговаривается особо, собраны Г. С. Тараном и хранятся в гербарии Полярно-Альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ) Кольского НЦ РАН (KPABG).

Riccia bifurca Hoffm. — Неморальный вид с разорванным ареалом, приводится из четырех точек в Сибири (Шляков, 1982). Одна из них указывалась для Западной Сибири в подзоне средней тайги (г. Стрежевой на Оби: Lapshina, Muldiyarov, 1998; Таран, 1994), однако это не подтвердилось в ходе настоящего исследования. Другая точка находится в Западном Саяне (Саяно-Шушенский заповедник: Васильев, 1992), а две — в тундровой зоне севернее 70° с. ш. (Енисей — Толстый Нос, Никандровский залив: Lindberg, Arnell, 1889). Столь северные указания этого вида нам кажутся сомнительными. Несмотря на многочисленные работы по Таймыру и низовьям Енисея, а также на относительную простоту обнаружения *Riccia*, этот вид повторно там не собирался.

Как показывает изучение образцов из других районов России, *R. bifurca* часто смешивается с узкослоевищными формами *R. glauca*. От последнего *R. bifurca* отличается более толстыми слоевищами, ширина которых не более чем в 3—3.5 раза превышает его толщину, в то время как ширина слоевищ у *R. glauca* превышает толщину в 3.5—5 и более раз; закругленными и иногда утолщенными краями слоевищ, против слегка заостренных; обычно более мелкими размерами спор (60—90 мкм у *R. bifurca* против 80—100 мкм у *R. glauca*), а также часто пурпуроватыми до фиолетовых брюшными чешуйками, которые у *R. glauca* всегда остаются бесцветными.

R. canaliculata Hoffm. — на исследованной территории вид не был известен. Приводился из Казахстана (Северо-Казахстанская обл., бассейн р. Ишим: Ладыженская, 1961а). Нами была обнаружена на Алтае и в Казахстане.

Изученные образцы. **Алтайский край**: Алтайский заповедник, долина Чулышмана, низовья р. Кайры, 02 IX 1985 Н. Золотухин (МНА); **Казахстан**: Восточно-Казахстанская обл., Маркакольский р-н, окр. с. Буран, пойма Черного Иртыша 04 VIII 1992.

R. canaliculata отличается от близкой *R. fluitans*: 1) условиями произрастания (наземные растения, а не обычно плавающие), 2) не выраженной при рассматривании сверху ячеистостью поверхности, 3) брюшными чешуйками, расположенными в два ряда, по крайней мере, у хорошо развитых растений, против однорядных, за исключением верхушки, чешуек у *R. fluitans*; 4) чешуйки у *R. canaliculata*, налегающие друг на друга по всей длине слоевища, не бывают полулунными, но часто имеют своеобразные широколанцетные выросты, против полулунных до полукруглых чешуек у *R. fluitans*. Кроме того, *R. canaliculata* часто встречается со спорогонами, в то время как у *R. fluitans* репродуктивные органы неизвестны.

R. cavernosa Hoffm. — Ранее вид приводился для Центрального Алтая (Горно-Алтайск) (Váňa, Ignatov, 1995), средней части Западной Сибири (Lapshina, Muldiyarov, 1998), Таймыра (Konstantinova, Potemkin, 1996) и поймы Енисея (Енисейск, Горинский волок, Ворогово, Осиново, Подкаменная Тунгуска, Фатьянова, Курейка, Горелово, Половинка, Заостровское) (Lindberg, Arnell, 1889). Нами вид обнаружен в Республике Алтай, Алтайском крае, Новосибирской и Томской областях, а также в Казахстане.

Изученные образцы. **Республика Алтай**: Онгудайский р-н, ущелье Малый Яломан, р. Катунь. 31 VII 1991, М. Игнатов, Е. Игнатова (МНА); **Алтайский край**: Бийский р-н, окр. с. Стан-Бехтемир, пойма нижней Бии, 27 VIII 1994; Курьинский р-н, окр. с. Озёрки, пойма Чарыша, 4 VIII 1994, 5 VIII 1994; Тальменский р-н, окр. с. Тальменка, 6 IX 1994; **Новосибирская обл.**: г. Новосибирск, пойма р. Иня недалеко от ее впадения в р. Обь, 2 IX 1991; Колыванский р-н, окр. с. Колывань, пойма Оби, 7 VIII 1991; Сузунский р-н, окр. с. Верхний Сузун, пойма Оби. 8 IX 1994; **Томская обл.**: Александровский р-н, окр. с. Александровское, берег Оби, 19 IX 1991; там же, окр. с. Александровское, нижнее течение р. Ларь-Ёган, 10 IX 1991; окр. с. Новоникольское, пойма Оби, о-в Нижний Пырчинский, 30 VIII 1987; **Казахстан**: Восточно-Казахстанская обл., г. Семипалатинск, пойма Иртыша, 31 VII 1991; Маркакольский р-н, окр. с. Буран — 13 км на ВВСВ, пойма Черного Иртыша, 04 VIII 1992.

В пределах Обь-Иртышского бассейна *R. cavernosa* является вторым по распространенности видом после *R. frostii*. Поскольку экологический и фитоценотический диапазоны сосудистых эфемеров и отмельных риччий сильно перекрываются, удобным показателем распространенности последних является их встречаемость в обществах пойменного эфемеретума (см. таблицу).

Встречаемость *R. cavernosa* постепенно возрастает с севера на юг: с 26 % в подзоне средней тайги до 53 % в подзоне полупустынь. Лишь в пойме р. Алея в окр. г. Рубцовска, расположенной в пределах степной зоны, *R. cavernosa* , как и *R. frostii*, вовсе не отмечена в описаниях (см. таблицу). Это можно объяснять недостаточной выборкой (5 описаний) и особенностями конкретного сезона, но более вероятной причиной является повышенная минерализация воды в русле этого водотока.

R. cavernosa — малообильный вид. На севере максимальные показатели проективного покрытия (2—3 %) отмечены в низовьях р. Ларь-Ёган в разреженных со-

Встречаемость *Riccia cavernosa* и *R. frostii* в сообществах пойменного эфеметума Западной Сибири и Восточного Казахстана

Природные зоны и подзоны	Встречаемость, доля от числа описаний, %	ЧО	СПО, м^2	ЧВ	Число встреч с ПП: (указано в баллах ПП):					
					r	+	1	2	3	4
					Riccia cavernosa					
Средняя тайга	26	70	14.7	18	10	3	52.6			
Равнинная лесостепь	29	55	6.3	16	15	1				
Предгорная лесостепь	40	10	5.7	4	4					
Степная зона (р. Иртыш)	25	12	4.4	3	3					
Степная зона (р. Алей)	0	5	9.2	0						
Полупустынная подзона (р. Черный Иртыш)	53	15	3.2	8	5		31.0			
					R. frostii					
Средняя тайга	76	70	14.7	53	26	16	112.6			
Равнинная лесостепь	79	55	6.3	43	20	3	162.8	110		338
Предгорная лесостепь	80	10	5.7	8	5		31.0			
Степная зона (р. Иртыш)	75	12	4.4	9	8		15.0			
Степная зона (р. Алей)	0	5	9.2	0						
Полупустынная подзона (р. Черный Иртыш)	80	15	3.2	12	5		43.0	110	115	130

Примечание. Условные обозначения: ЧО — число описаний, СПО — средняя площадь описания, ЧВ — число встреч видов в массиве описаний по соответствующим зоне и подзоне, ПП — проективное покрытие. ПП указано в баллах: «r» — <0.3, «+» — 0.3—0.7; 1 — 1—5 %; 2 — 6—12 %; 3 — 13—25 %; 4 — 26—50 %. Под цифрой, обозначающей число встреч вида с соответствующим ПП, указано среднее значение ПП, выраженное в процентах.

обществах *Filaginella pilularis* (Wahlenb.) Tzvel. и ивовых всходов (Таран, 2001). В подзоне полупустынь, в пойме Черного Иртыша (Таран, 1993), ее проективное покрытие (далее: ПП) не превышало 1 %.

Вид можно легко узнать даже в полевых условиях благодаря четкой ямчатости верхней поверхности слоевища из-за частичного разрушения верхнего эпидермиса. К этому таксону относится большинство старых указаний *R. crystallina* с территории России. В частности, все ссылки на последний в книге S. O. Lindberg и H. W. Arnell (1889) в действительности представляют *R. cavernosa* (Шляков, 1982). Возможно, что единственное указание *R. crystallina* для территории бывшего СССР из Таджикистана также относится к *R. cavernosa* (Шляков, 1982). Отличия двух видов сводятся (заимствованы нами из работы Schuster, 1992) к следующим:

1) *R. cavernosa* имеет слоевища с (2)3—6 порядками ветвления, с продолговатыми веточками 1—2(2.7) мм шир., на концах соприкасающимися или перекрывающими друг друга, против слоевищ с (2)3—4 порядками ветвления, в виде двух полурозеток, имеющих 1—2(3) ветвления, с веточками 1.5—2.5 мм шир., расширяющимися к окончаниям и обычно очень короткими и широкими у *R. crystallina*; 2) Воздушные камеры *R. cavernosa* в 2—4(5) слоях расположены друг над другом, широкие и многоугольные, а не в виде узких каналов, расположенных в один слой (редко в 2); 3) Спинная поверхность слоевища *R. cavernosa* ямчатая из-за разрушения эпидермиса, благодаря чему обнажаются воздушные камеры, а не более или менее гладкая, как у *R. crystallina*, имеющей более плотный эпидермис, благодаря чему не открываются воздушные камеры. Кроме того, слоевище *R. cavernosa* губчатое, а не плотное, как у *R. crystallina*; 4) Вентральные чешуйки у *R. cavernosa* от-

сутствуют, в то время как у *R. crystallina* имеются довольно ясно узколуновидные, хотя и скоро опадающие чешуи; 5) Запасающая ткань *R. cavernosa* составляет 0.5—0.65 толщ. слоевища в средней части, края формируются крупными, часто вздутыми воздушными камерами, на брюшной стороне отграниченными от внешней среды только вентральным слоем эпидермиса, против запасающей ткани, развивающейся почти до спинного края веточки, края без крупных воздушных камер; 6) Слоевища *R. cavernosa* непрозрачные, в сечении плоские или слабовыпуклые на спинной стороне против блестящих и просвечивающих слоевищ, в сечении сильно выпуклых; 7) Споры *R. cavernosa* на дистальной поверхности с прерывистыми ячейками, в центре сегмента (участка поверхности споры, ограниченного ребрами) с нерегулярно разветвленными гребнями или пластинками, не доходящими до ребра, против спор с непрерывными гребнями, доходящими до края сегмента и образующими маленькие ячейки 7—12 мкм в диам., которые располагаются по 6—10 в шир. на сегменте.

R. fluitans L. — Водный вид приводился на исследуемой территории с Алтая (р. Чулышман) (Váňa, Ignatov, 1995), из района слияния Оби и Иртыша (Lindberg, Arnell, 1889), средней части Западной Сибири (Lapshina, Muldiyarov, 1998) и Лено-Колымского флористического района (Шляков, 1982). Известен из Узбекистана (Сырдарьинская обл.) (Абрамов и др., 1973), Таджикистана (Самаркандская обл.) (Боборaджабов, Маматкулов, 1975) и Казахстана (Прибалхашье, Заилийский и Кунгей Алатау) (Боборaджабов, Маматкулов, 1975). Нами вид был обнаружен в Новосибирской, Томской, Иркутской областях, а также в Республике Тува.

Изученные образцы. **Новосибирская обл.**: Колыванский р-н, окр. с. Колывань, пойма Оби, 7 VIII 1991; **Томская обл.**: Александровский р-н, окр. с. Новоникольское, пойма Оби, о-в Нижний Пырчинский, 2 IX 1989; **Иркутская обл.**: долина р. Хынгарча, 15 VII 1926, В. Смирнова; **Республика Тува**: Саяны, Тоджинская котловина, заповедник Азас, 14 VII 1999, В. Бакалин.

Вид может быть смешан с *R. rhenana*, отличия от которого указаны при последнем виде.

R. frostii Austin. — Один из наиболее частых видов в Сибири, но, по-видимому, до середины XX в. принимался за другие виды, в частности за *R. huebeneriana*, и только Ладыженской (1952) было показано его широкое распространение в СССР в целом, и в Сибири, и Восточном Казахстане — в частности. Ею же была опубликована и карта распространения *R. frostii* в СССР (Ладыженская, 1952). Вид известен из Тюменской (г. Тобольск: Ладыженская, 1952), Томской (бассейн р. Кеть: Lapshina, Muldiyarov, 1998), Омской (Тарский р-н: Ладыженская, 1952) областей, Красноярского края (нижнее течение Енисея — Никандровский о-в, Толстый Нос, Половинка, Горелово, Фатьяновская; Канск; долина р. Бирюса; Ачинск: Ладыженская, 1952), Алтайского края (окр. Барнаула: Ладыженская, 1952), Республики Якутия (долина р. Лены у устья р. Алдан: Ладыженская, 1952), а также из нескольких пунктов в Средней Азии (Прибалхашье, Приаралье, Тянь-Шань: Боборaджабов, Маматкулов, 1975). Нами вид был обнаружен в Алтайском крае, Новосибирской и Томской областях, Бурятии и Восточном Казахстане.

Изученные образцы. **Алтайский край**: Бийский р-н, с. Стан-Бехтемир, пойма нижней Бии, 26 VIII 1994, 27 VIII 1994; Курьинский р-н, окр. с. Озёрки, пойма Чарыша, 4 VIII 1994, 5 VIII 1994; Тальменский р-н, окр. с. Тальменка, 6 IX 1994; **Новосибирская обл.**: г. Новосибирск, пойма р. Ини недалеко от ее впадения в р. Обь, 2 IX 1991; Сузунский р-н, окр. с. Верхний Сузун, пойма Оби, 08 IX 1994; **Томская обл.**: Александровский р-н, окр. с. Александровское, низкая илистая отмель, 19 IX 1991; окр. с. Ларино, о-в Киселевский, 24 IX 1990, окр. с. Новоникольское, пойма Оби, о-в Нижний Пырчинский, 30 VIII 1987; **Бурятия**: Забайкалье, р. Селенга у пос. Татаурово, 14 VIII 1999, В. Бакалин; **Казахстан** : Восточно-Казахстанская обл., г. на ВВСВ, пойма Черного Иртыша, 04 VIII 1992.

Встречаемость *R. frostii* на описанных пробных площадях пойменного эфемеретума во всех зонах Обь-Иртышского бассейна составляет 70—80 % от общего их числа, тогда как ПП существенно варьирует. В подзоне средней тайги максимальные показатели зафиксированы на более низких отмелях, где с ПП 20—40 % доминировала *Physcomitrella patens*. ПП *R. frostii* на них, как правило, составляет 3 %. Такая же величина ПП отмечена в разреженных красовласково-колеантовых (*Callitriche palustris* L., *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel) сообществах, распространенных на обширных отмелях приустьевого сора р. Ларь-Ёган, притока Оби. Несколько меньшее ПП (1—2 %) отмечено в сообществах ивовых всходов (Таран, 2001).

В более южных районах Западной Сибири и Восточного Казахстана ПП *R. frostii* в пойменном эфемеретуме может достигать 30—40 %. Как правило, это также открытые и более низкие участки с невысоким обилием сосудистых растений, достаточно удаленные от берегов. В пойме Оби южнее г. Барнаула, в окр. с. Бобровки нами описаны сообщества, где ПП *R. frostii* достигало 35—40 %; там же отмечены *R. cavernosa* (ПП не более 0.01 %) и *Physcomitrella patens* (ПП 0.01—0.3 %). Площадь риччиевых ценозов составляла 20—30 м², они располагались на обширном побочне (т. е. отмельной зоне бокового пойменного понижения) в округлых и хорошо очерченных сырых илисто-песчаных понижениях.

В подзоне средней тайги и лесостепи максимальные показатели ПП в отмельных сообществах мохообразных составляют 40 %, но в лесостепи доминирует *R. frostii*, а в средней тайге *Physcomitrella patens*.

R. frostii отличается от морфологически близкой *R. huebeneriana*: 1) строением дистальной поверхности споры, формирующей многочисленные тонкие удлиненные утолщения поверхности, очень редко в виде мелкой сеточки у *R. frostii*, против крупносетчатой поверхности с 6—8(10) ячейками на протяжении одного сегмента; 2) более мелкими размерами спор, достигающими 40—60(65) мкм в диам. у *R. frostii*, против (45)50—70(90) мкм; 3) веерообразно разветвленным слоевищем с прилегающими или отходящими под острым углом разветвлениями у *R. frostii*, против слоевища с веточками, расходящимися почти под прямым углом. Отметим, что последний признак, как показывают наши наблюдения, вряд ли имеет большое таксономическое значение и может использоваться только в совокупности с прочими. Определения этих видов по стерильному материалу представляются сомнительными.

R. glauca L. — Вид известен из Прибайкалья (Хамар-Дабан, подгольцовый пояс, оз. Черное) (Казановский, Потемкин, 1995) и нижнего течения Енисея (Толстый Нос) (Lindberg, Arnell, 1889). Нами обнаружен в Читинской обл.

Изученные образцы. **Читинская обл.**: Ононский р-н, пойма р. Онон в окр. с. Нижний Цасучей. 14 VIII 1995, А. Королюк.

R. glauca может быть смешана с *R. bifurca*. Отличия двух видов приведены при последнем виде.

R. huebeneriana Lindenb. — В распространении этого циркумполярного вида наблюдается своеобразный разрыв, простирающийся от Западной Сибири до Южного Приморья. Возможно, это связано с замещением его близким видом *R. frostii*. Ранее *R. huebeneriana* приводилась из Западной Сибири (Томская обл., г. Стрежевой) (Lapshina, Muldiyarov, 1998). Это указание основано на определениях Р. Н. Шлякова (Таран, 1994) и согласно им *R. huebeneriana* представлялась весьма распространенной. Нами этот вид в Томской обл. обнаружен только в стерильном состоянии (Александровский р-н, окр. с. Александровское, низкая илистая отмель, 19 IX 1991). Однако отличить его в стерильном состоянии от *R. frostii* вряд ли возможно, поэтому наше указание не может рассматриваться как однозначно верное. Признаки, разграничивающие оба вида, приведены под *R. frostii.*

R. lamellosa Raddi. — На исследуемой территории вид не был известен. Приводился из Таджикистана (Гиссарский хр.) (Зеров и др., 1972) и Казахстана (Акмолинская обл.) (Ладыженская, 1961б). Нами обнаружен в Бурятии.

Изученный образец. **Бурятия**: Джидинский р-н, Боргойская степь, вблизи р. Боргой. Образует покров вместе с *Xanthoparmelia kamchadales* (Ach.) Hale. 26 VII 2002, Н. Константинова.

Вид может быть легко узнан благодаря крупным бесцветным брюшным чешуйкам, выходящим за край слоевища. Этот признак настолько не обычен для видов рода *Riccia*, что послужил основанием для выделения *R. lamellosa* в отдельную секцию (sect. *Lamellosae* Müll. Frib.). Близкой к этому виду является только *R. melitensis* C. Massal., известная из Сицилийского флористического региона и отличающаяся темно-фиолетовой окраской спинной поверхности слоевища, против бледно-зеленой или белой у *R. lamellosa* и спорами с 14—16 ячейками на дистальной поверхности, против спор обычно с 10—12 ячейками у *R. lamellosa* (Schumacker, Váňa, 2000).

R. rhenana Lorb. — Вид приводился только из Кузнецкого Алатау (Константинова и др., 1992). Самостоятельность его признается не всеми исследователями. Так, Berrie (1964) отмечает, что путем искусственного удвоения хромосом у *R. fluitans* получена форма, идентичная *R. rhenana*. На основании этого он заключает, что *R. rhenana* представляет собой только диплоидную форму *R. fluitans*, которая могла возникнуть во многих местах. Однако в последнее время *R. rhenana* часто трактуется как самостоятельный вид (Шляков, 1982; Schuster, 1992). Главным доводом в пользу самостоятельности вида является тот факт, что эта «форма» распространена на ограниченных участках ареала *Riccia fluitans* и не образуется в подходящих условиях ни в Южной Америке, ни в Африке, ни в Азии. Скорее всего, подобное распространение свидетельствует о видовой самостоятельности данного таксона, являющегося, возможно, молодым и еще слабо морфологически обособленным.

Riccia rhenana отличается от *R. fluitans* более широкими слоевищами, у которых ширина веточек превышает 0.7 мм, против слоевищ с веточками, по ширине колеблющимися в пределах 0.4—0.6 (очень редко 1) мм, и более крупными ячейками (т. е. просвечивающими воздушными камерами), заметными на спинной стороне слоевища, достигающими 700—800 мкм дл. и 100—250 мкм шир., против ячеек до 400 мкм дл. и (60)70—170(200) шир. Следует отметить, что *R. rhenana*, так же как и *R. fluitans*, может формировать наземные формы. Однако они представлены, как указывает Schuster (1992), полурозетковидными многократно разветвленными слоевищами, чего не наблюдается у *R. fluitans*, остающейся линейной с расставленными разветвлениями.

R. sorocarpa Bisch. — На исследуемой территории вид известен с Алтая (Каяктуярский ручей) (Váňa, Ignatov, 1995), низовьев Енисея (Толстый Нос, Никандровский залив) (Lindberg et Arnell, 1889) и Таймыра (южные и типичные тундры) (Жукова, Матвеева, 2000). Вид известен из Южного Таджикистана (Памиро-Алай) (Маматкулов и др., 1978).

Кроме перечисленных точек, где был обнаружен типичный подвид, на Ямале (южные тундры, р. Еръяха) А. Д. Потемкиным (Potemkin, 1993) обнаружен также *Riccia sorocarpa* subsp. *arctica* R. M. Schust. Этот подвид отличается от типового (Schuster, 1992) отсутствием крыловидного ребра по краю сегментов споры, более мелкими ячейками, достигающими 5—8(10) мкм в диам. на дистальной поверхности споры, против 7(14) мкм у subsp. *sorocarpa* и более мелкими размерами спор (65—86(91) мкм, против (70)75—98(108) мкм).

Исключенные из рассмотрения сомнительные указания отдельных видов

Часть наших сборов из Томской обл. (Александровский р-н) и городов Новосибирск (р. Иня) и Семипалатинск ранее обработал Р. Н. Шляков. Образцы одного пакета из окр. с. Ларино Александровского р-на Томской обл. он определил как *R. bifurca*, а все остальные — как *R. huebeneriana* и *R. cavernosa*. Эти определения цитировались нами при характеристике сообществ пойменного эфемеретума (Таран, 1994, 2001), на первую из указанных работ ссылаются также Е. Д. Лапшина и Е. Я. Мульдияров (Lapshina, Muldiyarov, 1998).

Один пакет из поймы нижней Бии изучил С. Г. Казановский и определил содержащиеся в нем образцы как *R. sorocarpa* (Таран, 1995). Мы не видели образцы, определенные Р. Н. Шляковым и С. Г. Казановским, однако изучили дублеты, собранные в то же самое время из тех же самых местообитаний, а также многочисленные дополнительные сборы, сделанные в аналогичных местообитаниях в тех же самых и иных географических пунктах. Все изученные нами образцы относятся к *R. frostii* и *R. cavernosa*. Таким образом, не имея возможности проверить указания о находке *R. bifurca* в Томской обл. и широкое распространение *R. huebeneriana* в Западной Сибири и Восточном Казахстане, а *R. sorocarpa* в Алтайском крае, мы не приводим эти виды для данных регионов.

Приводим ключ для определения видов *Riccia*, известных из Сибири и Среднеазиатского сектора СНГ.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СИБИРСКИХ И СРЕДНЕАЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДА *RICCIA*

1. Ассимиляционная ткань сложного строения состоит из воздушных камер неправильной формы, разделенных однослойными стенками, проходящими вертикально, косо или горизонтально, при нескольких слоях воздушных камер. У некоторых видов воздушные камеры могут открываться посредством разрывов, образующихся при разрушении эпидермиса. Слоевище губчатого строения. Реснички и папиллы не образуются. subg. *Ricciella* 2

— Ассимиляционная ткань простого строения состоит из ассимиляционных нитей из одного ряда клеток и узких воздушных каналов между ними. По краям спинной стороны слоевища могут образовываться реснички и папиллы. subg. *Riccia* 8

2. Растения водные, плавающие, редко наземные, слоевища линейные (редко розетковидные, у наземных форм), с расставленными разветвлениями, со спинной стороны с хорошо заметной ячеистостью слоевища, обусловленной просвечивающими воздушными камерами. Ширина слоевища превышает его толщину в 2.5 и более раза. Известны только в стерильном состоянии 3

— Растения наземные, с невыраженной ячеистостью слоевища, часто образуются спорогоны, открывающиеся с помощью разрывов эпидермиса на спинной или брюшной стороне, слоевища розетковидные с шириной, превышающей толщину в 1.5—2.5 и более раза, редко линейные, но тогда они узкие, с шириной, только в 1.5—2.5 раза превышающей толщину 4

3. Веточки узкие, шир. до 0.6, редко до 1 мм, ячейки на поверхности слоевища до 400 мкм дл., наземные формы сохраняют линейную форму роста . . . . *R. fluitans*

— Веточки более широкие, 0.5—0.8 мм и более, ячейки на поверхности слоевища до 800 мкм дл., наземные формы полурозетковидные . . . . *R. rhenana*

4. Эпидермис на спинной стороне быстро разрушающийся, обнажающий воздушные камеры. Слоевище рыхлогубчатое . . . . *R. cavernosa*

— Эпидермис на спинной стороне не разрушается, за исключением очень старых участков побега. Слоевище не губчатое или плотногубчатое 5

5. Слоевище не губчатое, узкое, с расставленными разветвлениями, линейное, не образует розеток, ширина веточек лишь в 1.5—2.5 раза превышает толщину . . . . *R. canaliculata*

— Слоевище плотногубчатое, растения в форме розеток или полурозеток, ширина веточек в 2.5 и более раз превышает толщину 6

6. Слоевища блестящие и прозрачные голубовато-зеленые или светло-зеленоватые, редко с примесью красноватой окраски, на спинной стороне сильно выпуклые; образуют полурозетки с короткими расширяющимися к концам веточками, смыкающимися друг с другом . . . . . *R. crystallina*

— Слоевища не блестящие и не прозрачные, спинная их сторона красновато, пурпурно или оранжево пигментирована; рыхлорозетковидные, с не- или слегка смыкающимися концами веточек, не- или слегка расширяющиеся к концам 7

7. Споры 50—70 мкм в диам. с сетчатой дистальной поверхностью, обусловленной явственно выраженными гребнями, выступающими на поверхности споры и достигающими края сегмента споры, где смыкаются с ребром, на протяжении сегмента с 6—8(10) ячейками, слоевища обычно с разветвлениями, расходящимися почти под прямым углом . . . . *R. huebeneriana*

— Споры 40—60(65) мкм в диам., дистальная поверхность не сетчатая или редко мелкосетчатая, с тонкими до исчезающих бороздками на дистальной поверхности, обычно не достигающими края сегмента споры, не смыкающимися с ребром и не формирующими ячейки, редко поверхность мелкоячеистая, с ячейками 2—4(5) мкм в диам., слоевища обычно с разветвлениями, расходящимися под острым углом . . . . *R. frostii*

8. Брюшные чешуйки крупные, выступающие за края слоевища, загибающиеся (вместе с краем слоевища) на спинную сторону . . . . *R. lamellosa*

— Брюшные чешуйки более мелкие или отсутствуют, никогда не выступают за края слоевища 9

9. По краям, а иногда и до середины слоевища развиты папиллы (под которыми в данном случае понимаются тупые выросты кутикулы цилиндрической формы) до 2 мм дл. и 250 мкм шир. . . . . *R. papillosa*

— Папиллы отсутствуют 10

10. По краям слоевища развиты острые ресничковидные выросты до 1 мм дл., споры 110—215 мкм в диам. 11

— Реснички по краям слоевища отсутствуют или единичные, менее 400 мкм дл., споры обычно менее 120 мкм 12

11. Веточки светло-желтовато-зеленые или буровато-желтые, иногда с бледным фиолетовым оттенком, споры 130—215 мкм в диам., с 8—20 ячейками на дистальной поверхности, образованными гребневидными утолщениями поверхности . . . . *R. gougetiana*

— Веточки голубовато-зеленые, с фиолетовыми пятнышками в основании и по краям, споры 110—180 мкм в диам., с 5—7 ячейками на дистальной поверхности . . . . *R. ciliifera*

12. Спинная поверхность веточек, когда сухая, белая, покрыта налетом карбоната кальция, со вздутиями из-за расширенных, полушаровидных выступающих верхушечных клеток ассимиляционных пластинок; споры без выраженных крыловидных выступов по краям сегментов . . . . *R. crustata*

— Спинная поверхность гладкая, без вздутий, когда сухая, зеленовато и голубовато окрашенная, часто с многочисленными оттенками красного, бурого, пурпурного и черного, без налета карбоната кальция; споры с выраженными или не выраженными крыловидными выступами по краям сегмента 13

13. Ширина слоевища на поперечном срезе в (3.5)4—5 раз превышает его толщину . . . . . *R. glauca*

— Ширина слоевища не более чем в 3(3.5) раза превышает его толщину 14

14. Споры в среднем 90—120 мкм в диам., верхушки веточек сужаются, на поперечном срезе спинная сторона слоевища претерпевает изгиб: от тупоугольного до прямо- и остроугольного . . . 15

— Споры, в среднем 60—90 мкм в диам., верхушки веточек (за исключением последних 2—3 мм), расширяются, спинная сторона на поперечном срезе более или менее уплощенная или желобчатая 16

15. Споры без выраженного крыла по краю сегмента, с (8)9—12 ячейками на дистальной поверхности, брюшные чешуйки черно-пурпурные, с обесцвеченными краями . . . . *R. dictyospora*

— Споры с выраженным, хотя и невысоким, крыловидным выступом по краю сегмента, гребневидные утолщения дистальной поверхности прерывистые, не формируют четко выраженных ячеек; брюшные чешуйки бесцветные до буроватых, редко пурпуроватые . . . . *R. campbelliana*

16. Края слоевища на поперечном срезе острые, верхние клетки эпидермиса грушевидной, реже почти шаровидной формы, толщина слоевища почти равна ширине, реже меньше ее в 2—3 раза, слоевища на спинной стороне желобчатые . . . . *R. sorocarpa*

— Края слоевища закругленные, иногда утолщенные, верхние клетки эпидермиса шаровидной формы, толщина слоевища в 2—3 раза меньше его ширины, слоевища на спинной стороне уплощенные или слегка вогнутые . . . . *R. bifurca*

Заключение

Таким образом, состав отмельных риччий в Сибири и Восточном Казахстане представляется весьма однообразным. Повсеместна и местами обильна *R. frostii*, малообильна, но обычна *R. cavernosa*, все остальные виды встречаются довольно редко и не играют заметной роли в формировании сообществ.

Благодарности

Авторы признательны Н. А. Константиновой и А. Ю. Королюку, любезно предоставившим образцы *R. lamellosa* из Бурятии и *R. glauca* из Читинской обл. соответственно, а также А. Д. Потемкину за ценные замечания.

Работа В. А. Бакалина частично поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49304) и Фондом содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Абрамова А. Л., Дуда Й. К флоре печеночных мхов Средней Азии // Новости систематики низших растений. 1973. Т. 10. С. 268—272.

Бобораджабов Б., Маматкулов У. К. Материалы к флоре печеночных мхов Средней Азии // Флора, систематика и филогения растений. Киев, 1975. С. 160—171.

Бобораджабов Б. Материалы к флоре печеночных мхов южного склона Кураминского хребта // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1976. Т. 3. № 64. С. 100—101.

Васильев А. Н. Конспект флоры мохообразных в заповедниках «Столбы» и Саяно-Шушенском. Красноярск, 1992. 110 с.

Зеров Д. К., Маматкулов У. К., Бобораджабов Б. Материалы к флоре печеночных мхов Таджикистана // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1974. Т. 3. № 48. С. 29—34.

Казановский С. Г., Потемкин А. Д. К флоре печеночных мхов хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Новости систематики низших растений. Л., 1995. Т. 30. С. 98—110.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 87—127.

Ладыженская К. И. Riccia frostii Aust. во флоре печеночников СССР // Бот. матер. отд. споровых раст. БИН. 1952. Т. 8. С. 180—188.

Ладыженская К. И. К изучению спор *Hepaticae* // Бот. матер. отд. споровых раст. БИН РАН. 1961а. Т. 14. С. 243—252.

Ладыженская К. И. Riccia lamellosa Raddi и *R. papillosa* Moris — новые виды для флоры СССР // Бот. матер. отд. споровых раст. БИН РАН. 1961б. Т. 14. С. 252—262.

Ладыженская К. И. Новый вид *Riccia* L. для флоры печеночников СССР // Новости систематики низших растений. Л., 1970. Т. 7. С. 313—318.

Маматкулов У. К., Ваня И., Бобораджабов Б. Новые виды для флоры печеночных мхов Средней Азии // Новости систематики низших растений. Л., 1978. Т. 15. С. 234—236.

Таран Г. С. К синтаксономии пойменного эфемеретума Черного Иртыша // Сиб. биол. журн. 1993. Вып. 5. С. 79—84.

Таран Г. С. Пойменный эфемеретум средней Оби — новый для Сибири класс Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 1943 на северном пределе распространения // Сиб. экол. журн. Т. 1. № 6. С. 595—599.

Таран Г. С. Малоизвестный класс растительности бывшего СССР — пойменный эфемеретум (Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 43) // Сиб. экол. журн. 1995. Т. 2. № 4. С. 373—382.

Таран Г. С. Ассоциация Cypero-Limoselletum (Oberd. 1957) Korneck 1960 (Isoëto-Nanojuncetea) в пойме средней Оби // Растительность России. 2001. Т. 1. № 1. С. 43—56.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Лофоколевые-Риччиевые. Л., 1982. Вып. 5. 196 с.

Arnell S. Illustrated moss flora of Fennoscandia. I. *Hepaticae.* Lund, 1956. 314 p.

Berrie G. K. Experimental studies on polyploidy in liverworts. I. The *Riccia fluitans* complex // Bryologist. 1964. Vol. 67. N 2. P. 146—152.

Jove-Ast S. Les *Riccia* de la region mediterraneene // Cryptogamie, Bryol., Lichenol. 1986. Vol. 7. Suppl. P. 287—431.

Lapshina E. D., Muldiyarov E. Ya. The bryophyte flora of the Middle Western Siberia // Arctoa. 1998. Vol. 7. P. 25—32.

Lindberg S. O., Arnell H. W. Musci Asiae Borealis. I. Lebermoose // Kongl. Svensla Vetenskaps-Akad. Handl. 1889. Bd 23. N 5. S. 1—69.

Müller K. Die Lebermoose Europas. Berlin, 1952. Bd 6. Aufl. 3. S. 321—480.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D. Liverworts of the Russian Arctic: an annotated checklist and bibliography // Arctoa. 1996. Vol. 6. P. 125—150.

Potemkin A. D. The *Hepaticae* of the Yamal Peninsula, West Siberian Arctic // Arctoa. 1993. Vol. 2. P. 57—101.

Schumacker R., Váňa J. Identification keys to the liverworts and hornworts of Europe and Macaronesia // Documents de la Station scientifique des Hautes-Fagnes. 2000. N 31. P. 1—160.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian. Chicago, 1992. Vol. 6. 937 p.

Váňa J., Ignatov M. S. Bryophytes of Altai Mountains. V. Preliminary list of the Altaian Hepatics // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 1—13.

SUMMARY

The distribution of *Riccia* L. species in Siberia and the East Kazakhstan was analysed. 10 species have been recorded for the studied area, 2 of them for the first time — *R. canaliculata* Hoffm. and *R. lamellosa* Raddi. Distinctions of all the recorded taxa from morphologically similar ones are discussed. Data on the ecology, occurrence, frequency and distribution of each species are given. Identification key to *Riccia* species of Siberia and Middle Asian Republics of the CIS is presented.

УДК 581.45 : 581.84 : 582.734 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© **А. А. Паутов,[1, 2] А. Н. Мельникова,[1] Е. Г. Крылова[2]**

СТРОЕНИЕ ЛИСТА И ФИЛЛОДИЯ У *ACACIA MELANOXYLON* (*FABACEAE*)

A. A. PAUTOV, A. N. MELNIKOVA, E. G. KRYLOVA. THE STRUCTURE OF LEAF AND PHYLLODE IN *ACACIA MELANOXYLON* (*FABACEAE*)

[1] С.-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники
198034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
E-mail: irina@IP3972.spb.edu
[2] С.-Петербургский государственный университет, Биологический научно-исследовательский институт
198504 С.-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе, 2
Поступила 1.02.2004

Сопоставлено строение сложных листьев и филлодиев *Acacia melanoxylon* R. Br. Показано, что они различаются по комплексам признаков, связанных с водным режимом. В систему листа интегрированы признаки, влияющие на поступление в него воды и ее потерю при транспирации (степень развития ксилемы в черешке, относительная проводящая поверхность, число устьиц в покровных тканях), тогда как в систему филлодия — признаки, связанные с накоплением и потерей запасенной воды (степень развития водозапасающей ткани, ее объем, приходящийся на одно устьице). Сделан вывод о том, что листья и филлодии демонстрируют у акаций элементы разных путей адаптации к аридным условиям: пикноморфного и суккулентного.

Ключевые слова: *Acacia melanoxylon* R. Br., сложный лист, филлодий, эпидерма, мезофилл, водный режим.

У большого числа австралийских представителей рода *Acacia* Mill. наряду со сложными листьями или взамен них формируются филлодии. Полагают, что они возникли в процессе эволюции на основе черешков и рахисов листьев, которые метаморфизировались в образования разной величины и формы — от широкояйцевидных до игловидных. Акации с филлодиями и без них произрастают в ряде случаев бок о бок в одних и тех же аридных условиях (Хржановский и др., 1984). Тем не менее господствует точка зрения, согласно которой филлодии лучше приспособлены к ним. Она основывается на том, что филлодийные акации явно преобладают над прочими представителями рода в наиболее аридных зонах австралийского континента. Так, центром видообразования узкофиллодийных акаций являются засушливые пространства юго-западной Австралии, филлодийные акации господствуют в мульга-скрэбе, где среднее количество годовых осадков составляет 150—250 мм и колеблется из года в год (Ильинский, 1937).

Филлодии отличаются от типичных листьев акаций меньшими размерами, густой сетью жилок, бóльшим числом устьиц на единице поверхности (Шапаренко, 1935). Предполагается, что их устьица способны более эффективно регулировать потерю воды при транспирации во время засухи, чем устьица листьев (Nativ et al., 1999). Филлодиям свойственны сильная кутинизация эпидермы и изолатеральный тип мезофилла (Lemesle, 1963). При исследовании 144 видов филлодийных акаций, растущих в Квинсленде (Boughton, 1986), был сделан вывод, что в строении филлодиев есть признаки, отражающие способность вида проникать в аридные места обитания. К ним относятся степень склерофикации мезофилла, которая определяется развитием тяжей механической ткани над флоэмой жилок, и объем, занимаемый в мезофилле водозапасающей тканью. У видов, произрастающих в наиболее засушливых условиях, выше отношение толщины водозапасающей ткани к толщине хлоренхимы филлодия (индекс ксероморфности) и сильнее выражена его склерофикация.

Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что у филлодиев акаций наблюдаются черты строения, которые свойственны листьям многих растений аридных зон. Цель работы — оценить на примере *Acacia melanoxylon* R. Br., являются ли эти черты простым усилением особенностей строения, имевшихся уже у листьев акаций, или же лист и филлодий демонстрируют разные пути структурной адаптации к аридным условиям.

Материал и методика

Изучены строение, изменчивость и корреляции между признаками закончивших рост листьев и филлодиев *Acacia melanoxylon*. Материал собран в 1999 г. в ботаническом саду С.-Петербургского государственного университета. Фиксация материала (70 % спирт) и изготовление препаратов проведены по традиционным методам (Прозина, 1960). Объем выборок составил по 20 листьев и филлодиев. Рассмотрен 61 признак, характеризующий их морфологию, а также строение эпидермы, мезофилла, тканей черешка. После предварительного рассмотрения были отобраны наиболее информативные показатели, которые представлены в данной работе (см. подпись к рис. 2). Качественная оценка степени их проявления дана по схеме из работы Б. Р. Васильева (1988). Для определения изменчивости признаков использован коэффициент вариации силы и характера их взаимосвязей — коэффициент детерминации и результаты корреляционного анализа (Шмидт, 1984).

Для листьев и филлодиев была проведена оценка дефицита водного насыщения (Починок, 1976; Шереметьев, 2002). Он рассчитывался по формуле

$$WSD = \frac{Ws - Wf}{Ws - Wl} \cdot 100,$$

где WSD — дефицит водного насыщения, %; Wf, Ws — вес листьев и филлодиев до и после полного насыщения их водой, мг; Wl — сухой вес листьев и филлодиев, мг.

Измерения проводились через 1 ч с 10.00 до 19.30. Температура воздуха колебалась от 24 до 27° С, влажность воздуха — от 70 до 75 %. Модельное растение в период наблюдений не поливалось.

Результаты исследования

Листья *Acacia melanoxylon* дважды перистосложные, средних размеров. Площадь пластинки немногим более 40 см^2. Она очень тонкая (~140 мкм). Мезофилл умеренной слойности (5—6 слоев), дорсивентрального типа (рис. 1, *а*). Коэффициент палисадности средний (~46 %). Столбчатая ткань двуслойная. Ее подстилают 1—2 слоя крупных, сильно вакуолизированных клеток, которые мы будем называть в дальнейшем водозапасающей тканью. На их долю приходится примерно 15 % объема мезофилла. Ниже лежат типичные клетки губчатой ткани. Плотность сети жилок густая (около 1000 мм/см^2).

Лист амфистоматический. В нижней эпидерме сосредоточено более 60 % всех устьиц листа. Они преимущественно парацитного типа. Побочные клетки часто не одинаковые по размерам. Бо́льшая из них может быть поделена антиклинально на две. Как верхняя, так и нижняя эпидермы сложены клетками средних размеров (соответственно более 1500 и ~1800 на 1 мм^2), которые имеют извилистые антиклинальные стенки. На единице поверхности покровных тканей сосредоточено среднее число устьиц (~120 и 220 на 1 мм^2). Устьичный индекс верхней эпидермы малый (~8 %), нижней — средний (~12 %).

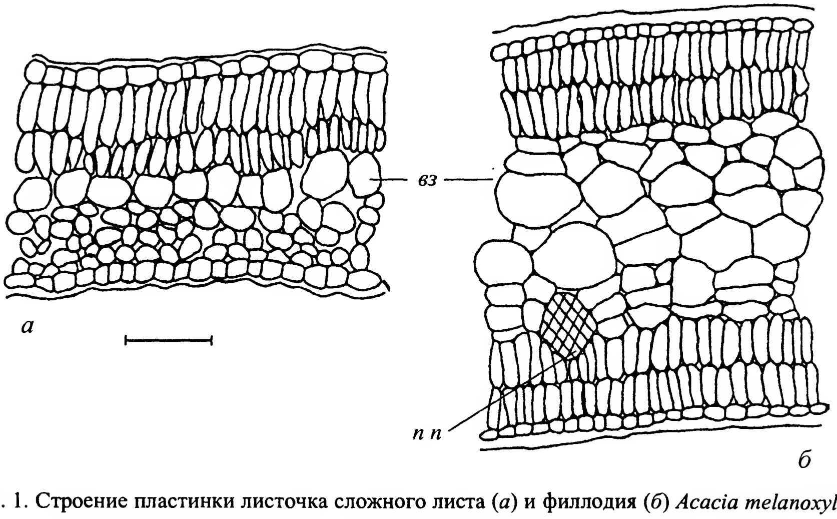


Рис. 1. Строение пластинки листочка сложного листа (*а*) и филлодия (*б*) *Acacia melanoxylon*.

вз — водозапасающая ткань, *п п* — проводящий пучок. Масштабная линейка — 50 мкм.

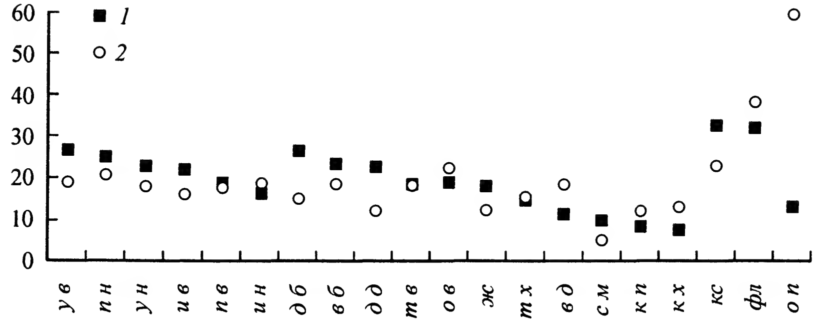


Рис. 2. Изменчивость признаков строения сложного листа (*1*) и филлодия (*2*) *Acacia melanoxylon*.

По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — коэффициенты вариации. Эпидерма: *п в*, *п н* — площадь основных клеток верхней и нижней эпидермы; *у в*, *у н* — число устьиц на 1 мм^2 верхней и нижней эпидермы; *и в*, *и н* — устьичные индексы верхней и нижней эпидермы. Мезофилл: *с м* — число слоев мезофилла, *т х*, *т в* — толщина хлоренхимы и водозапасающей ткани; *в д*, *д д* — высота и диаметр клеток адаксиального слоя хлоренхимы; *в б*, *д б* — то же абаксиального слоя хлоренхимы; *к х* — коэффициент хлоренхиматизации мезофилла (отношение толщины мезофилла, за вычетом водозапасающей ткани, к общей толщине мезофилла); *к п* — коэффициент палисадности мезофилла, *о в* — объем водозапасающей ткани, приходящейся на одно устьице, *ж* — плотность жилкования. Черешок: *фл*, *кс* — площадь флоэмы и ксилемы на поперечном срезе черешка; о п — относительная проводящая поверхность (отношение площади пластинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка).

Для признаков покровных тканей характерны средний и повышенный уровни изменчивости (по классификации С. А. Мамаева, 1972): 16 % $< cv <$ 27 % (рис. 2). При этом сильнее варьирует плотность размещения устьиц в верхней эпидерме и размер основных клеток нижней ($cv \geq$ 25 %), слабее — устьичный индекс нижней эпидермы (16.2 %). Коэффициенты вариации признаков мезофилла меняются в более широких пределах (6 % $< cv <$ 27 %). Повышенный уровень изменчивости ($cv >$ 22 %) свойствен ряду показателей размера клеток столбчатой и губчатой тканей, низкий ($cv <$ 10 %) — числу слоев мезофилла, степени его хлоренхиматизации и палисадности. Высокая изменчивость ($cv >$ 30 %) характерна для площадей флоэмы и ксилемы на поперечном срезе черешка.

Из признаков покровных тканей наиболее тесно с остальными структурами связан в своем изменении размер основных клеток нижней эпидермы, из характеристик мезофилла — толщина хлоренхимы, а также высота клеток столбчатой ткани, из признаков черешка — площадь ксилемы на его поперечном срезе (рис. 3). Авто-

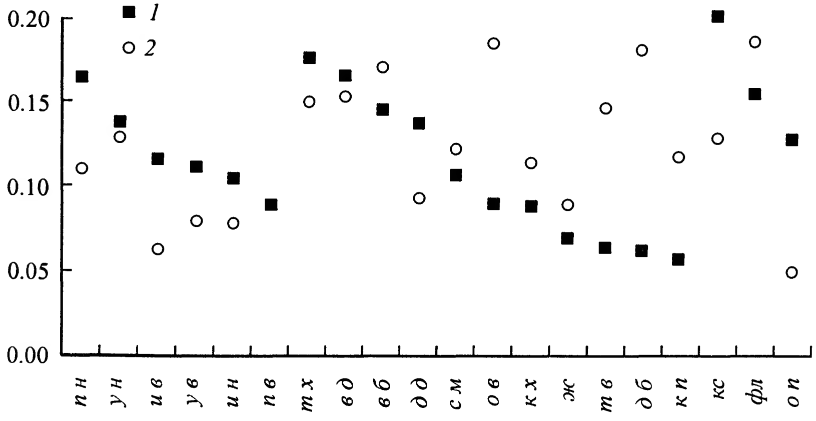


Рис. 3. Интегрированность признаков строения сложного листа (*1*) и филлодия (*2*) *Acacia melanoxylon*.

По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — коэффициенты детерминации. Обозначения те же, что и на рис. 2.

ТАБЛИЦА 1

Парные корреляции признаков строения сложного листа *Acacia melanoxylon*

	ув	*ив*	*ун*	*ин*	*см*	*тм*	*тх*	*тв*	*ов*	*ж*	*кс*
ив	855										
ун	462	297									
ин	339	376	890								
см	437	190	516	297							
тм	516	582	241	328	393						
тх	433	530	212	320	375	980					
тв	578	470	229	176	246	519	336				
ов	−215	−149	−731	−676	−307	079	−016	435			
ж	−187	−294	−208	−244	−148	−272	−285	−060	218		
кс	310	511	023	218	301	781	806	233	056	−390	
оп	−193	−552	086	−153	071	−469	−462	−229	−145	340	−709

Примечание. Здесь и в табл. 2 ноль и точка перед десятичными разрядами коэффициентов корреляции опущены. *ув*, *ун* — число устьиц на 1 мм^2 верхней и нижней эпидермы; *ив*, *ин* — устьичные индексы верхней и нижней эпидермы; *см* — число слоев мезофилла; *тм*, *тх*, *тв* — толщина мезофилла, хлоренхимы и водозапасающей ткани; *ов* — объем водозапасающей ткани, приходящийся на одно устьице; *ж* — плотность жилкования; *кс* — площадь ксилемы на поперечном срезе черешка; *оп* — относительная проводящая поверхность.

номны: в покровных тканях — размер основных клеток верхней эпидермы, в мезофилле — толщина слоя вакуолизированных клеток, коэффициент палисадности мезофилла, диаметр клеток губчатой ткани, плотность сети жилок.

Изученные признаки образуют на уровне связи $r \geq 0.5$ две плеяды (табл. 1; рис. 4, *а*). В состав первой плеяды входят степень развития мезофилла (толщина мезофилла, его хлоренхимы и водозапасающей ткани), устьиц в верхней эпидерме листочка (устьичный индекс, плотность размещения устьиц) и водопроводящей ткани в черешке (площадь ксилемы на поперечном срезе черешка, относительная проводящая поверхность). Вторую плеяду образуют число слоев мезофилла и устьиц в нижней эпидерме (число устьиц на 1 мм^2 поверхности, устьичный индекс), а также объем водозапасающей ткани, приходящийся на одно устьице. Плотность жилкования не скоррелирована на рассматриваемом уровне связи с остальными признаками.

Филлодии *A. melanoxylon* продолговато-ланцетовидные, мелкие (микрофиллы по классификации C. Raunkiaer, 1934). Площадь их пластинок около 8 см^2. Они средней толщины (~260 мкм). Мезофилл многослойный (10—11 слоев), дифференцированный на хлоренхиму и водозапасающую ткань (рис. 1, *б*). На долю последней

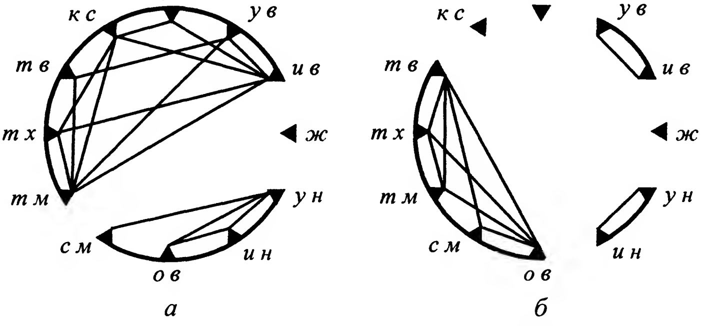


Рис. 4. Корреляционные плеяды признаков строения сложного листа (*а*) и филлодия (*б*) *Acacia melanoxylon*.

тм — толщина мезофилла. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2 и 3.

ТАБЛИЦА 2

Парные корреляции признаков строения филлодия *Acacia melanoxylon*

	ув	*ив*	*ун*	*ин*	*см*	*тм*	*тх*	*тв*	*ов*	*ж*	*кс*
ив	900										
ун	247	245									
ин	196	340	846								
см	100	170	099	109							
тм	016	081	−220	−025	315						
тх	046	145	−174	076	081	909					
тв	114	159	126	171	668	803	579				
ов	−390	−316	−392	−287	500	792	569	781			
ж	−065	−023	−415	−206	172	204	173	086	248		
кс	047	−105	−127	−027	−327	138	391	−244	−160	205	
оп	−170	−053	−343	−181	−117	−133	−088	−240	−015	178	−088

приходится ~40 % объема мезофилла. Хлоренхима изопалисадного типа. Палисадная ткань как с абаксиальной, так и с адаксиальной стороны состоит из 2 слоев клеток. Расположенная между ними водозапасающая ткань сложена 6—7 слоями клеток. Плотность жилкования очень густая (~1200 мм/см^2).

Пластинка амфистоматическая. Около 60 % всех устьиц сосредоточено в ее нижней эпидерме. Устьица обычно парацитного типа. Побочные клетки часто не одинаковы в размерах. Бóльшая из них может быть поделена антиклинально на две. Как верхняя, так и нижняя эпидермы очень мелкоклеточные (соответственно ~4700 и 5300 клеток на 1 мм^2). Очертания их основных клеток прямолинейные. На единице поверхности покровных тканей сосредоточено много устьиц (~220 и 300 на 1 мм^2). Устьичные индексы очень малые (менее 5 % и 5.5 %).

Для признаков покровных тканей характерен средний уровень изменчивости (рис. 2). Наиболее сильно варьирует размер основных клеток нижней эпидермы (20.8 %), слабо — устьичный индекс верхней эпидермы (15.7 %). Большинство признаков мезофилла также демонстрируют средние значения коэффициентов вариации. Уровень изменчивости очень низок у числа слоев мезофилла (4.9 %) и повышен у объема водозапасающей ткани, приходящейся на одно устьице (22 %). Высокая и очень высокая изменчивость отмечена для степени развития флоэмы в черешке и относительной проводящей поверхности ($cv > 38$ %).

Из признаков покровных тканей наиболее тесно с остальными структурами связано число устьиц на единице поверхности нижней эпидермы, из характеристик мезофилла — размер клеток столбчатой ткани со стороны нижней эпидермы и объем водозапасающей ткани приходящейся на одно устьице, из проводящих тканей в основании филлодия — площадь флоэмы на его поперечном срезе (рис. 2). Наиболее автономны: устьичный индекс верхней эпидермы, плотность жилкования, диаметр клеток адаксиального слоя столбчатой ткани, относительная проводящая поверхность.

Изученные признаки группируются на уровне связи $r \geq 0.5$ в 3 плеяды (табл. 2; рис. 4, *б*). 2 из них характеризуют строение покровных тканей и включают в свои составы устьичные индексы и плотность размещения устьиц в верхней и нижней эпидерме соответственно. 3-я плеяда признаков описывает строение мезофилла. В нее входят число слоев и толщина мезофилла, хлоренхимы и водозапасающей ткани, а также объем последней, приходящийся на одно устьице. Площадь ксилемы на поперечном срезе черешка, относительная проводящая поверхность и плотность жилкования не скоррелированы на рассматриваемом уровне связи с остальными признаками.

Обсуждение результатов

Филлодии отличаются от листьев *A. melanoxylon* меньшими размерами, более мелкоклеточной эпидермой и плотным размещением в ней устьиц, структурой хлоренхимы (она у них изопалисадного, а не дорсивентрального типа), наличием сильно развитой водозапасающей ткани, а также густой сетью жилок. Эти результаты полностью совпадают с имеющимися в литературе сведениями. На первый взгляд, различия носят главным образом количественный характер. Исключение составляет структура хлоренхимы, но и ее отличие кажется несущественным, поскольку размер и форма клеток губчатой ткани достаточно изменчивы. К тому же известны многочисленные примеры, когда листья акаций имеют изопалисадный или изолатеральный тип хлоренхимы (Cutler, 1969; Васильев, 1970).

Вместе с этим проведенная работа показывает, что листья и филлодии различаются по степени изменчивости и интегрированности структурных элементов. Листья демонстрируют более высокий уровень внутрикроновой изменчивости и скоррелированности с другими структурами признаков эпидермы. У филлодиев сильнее связаны с прочими элементами признаки мезофилла. Полученные данные указывают также на различный характер регуляции водного режима у сложного листа и филлодия. В систему листа интегрированы признаки, влияющие на поступление в него воды и ее потерю при транспирации (степень развития ксилемы в черешке, относительная проводящая поверхность, число устьиц в покровных тканях, особенно в верхней эпидерме). У филлодия аналогичное положение в системе принадлежит признакам, связанным с накоплением и потерей запасенной воды (степень развития водозапасающей ткани, ее объем, приходящийся на одно устьице). Эти различия обнаруживаются и при рассмотрении связей отдельных признаков друг с другом. Так, толщина мезофилла и слагающих его тканей образует у сложного листа единую плеяду признаков со степенью развития ксилемы в черешке и устьиц в верхней эпидерме пластинки. Подобное сочетание признаков свидетельствует о том, что водообеспечение мезофилла регулируется в данном случае транспирационным током. У филлодия же в отличие от сложного листа плеяда признаков мезофилла не связана ни с ксилемой, ни с устьицами. При этом водозапасающая ткань образует в ней большее число корреляций по сравнению с аналогичной плеядой листа. Для того чтобы определить, какой вариант организации более эффективен, был оценен водный дефицит листьев и филлодиев. Он оказался выше в листьях, что свидетельствует об их более низкой способности к регуляции водного баланса в условиях недостаточной водообеспеченности (рис. 5).

Материалы исследования дают основание считать, что листья и филлодии акаций демонстрируют элементы разных путей адаптации к аридным условиям: пикноморфного и суккулентного. Пикнофильные виды имеют более или менее развитую пластинку и различного рода приспособления защитного типа, снижающие транспирацию (Бутник и др., 1991). К числу таких приспособлений у разных видов акаций относят сокращение транспирационной поверхности,

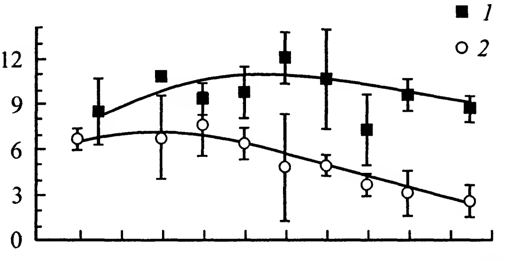


Рис. 5. Динамика дефицита водного насыщения у сложного листа (*1*) и филлодия (*2*) *Acacia melanoxylon*.

По оси абсцисс — время, ч, по оси ординат — дефицит водного насыщения, *WSD*, %.

увеличение плотности мезофилла, развитие опушения, погруженность устьиц, образование слизесодержащей эпидермы и др. (Cutler, 1969; Васильев, 1970; Паутов и др., 2002; и др.). Структура листа суккулентного типа направлена на накопление и сохранение воды. Ряд исследователей рассматривают суккулентность как более высокую ступень ксероморфоза (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988). Проведенная работа подтверждает эту точку зрения. Полученные данные, кроме того, согласуются с выводами о прямой связи между степенью развития водозапасающей ткани в филлодиях и способностью вида произрастать в засушливых условиях (Boughton, 1986). Представление о разных путях адаптации может показаться не убедительным, ведь и в листочках сложного листа *A. melanoxylon* имеется, хотя и слабее развитая, водозапасающая ткань. Однако суть дела заключается здесь, на наш взгляд, не столько в наличии данной ткани, сколько в степени ее интегрированности в систему органа, т. е. способности согласованно изменяться с другими тканями, удовлетворяя их потребности в воде. В случае листа она минимальна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бутник А. А., Нигманова Р. Н., Пайзиева С. А., Саидов Д. К. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Ташкент, 1991. Т. 1. 148 с.

Васильев Б. Р. Анатомическая и экологическая характеристика листа некоторых древесных и кустарниковых растений западно-африканской сухой саванны: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970. 203 с.

Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.

Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби: Характеристика растений—доминантов. Л., 1988. С. 45—66.

Ильинский А. П. Растительность Земного шара. М., 1937. 458 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.

Паутов А. А., Мельникова А. Н., Степанова А. В., Яковлева О. В. Значение метаморфоза для преодоления структурных ограничений в эволюции цветковых растений // Тез. докл. II Межд. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 304—305.

Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений. Киев, 1976. 334 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Трещова Е. Ю. Структура семян австралийских филлодийных акаций (Род *Acacia* Willd., сем. *Mimosaceae* R. Br.) в связи с трансформацией жизненной формы // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1984. № 6. С. 845—854.

Шапаренко К. К. Пути эволюции некоторых растительных групп: Тезисы ... канд. биол. наук. Л., 1935. 6 с.

Шереметьев С. Н. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. I. Интенсивность транспирации // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 54—73.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Boughton V. H. Phyllode structure, taxonomy and distribution in some Australian *Acacia* // Austral. J. Bot. 1986. Vol. 34. N 6. P. 663—674.

Culter D. F. The vegetative anatomy of *Acacia albida* Del. // Kew. Bull. 1969. Vol. 23. N 2. P. 203—208.

Lemesle R. Contribution à l'étude histologique des phyllodes chez lec *Acacia australiens* // Rev. Gén. Bot. 1963. T. 70. N 827. P. 235—257.

Nativ R., Ephrath A. E., Berliner P. R., Saraga Y. Drougth resistans and water use efficiency in *Acacia saligna* // Austral. J. Bot. 1999. Vol. 47. N 4. P. 577—586.

Raunkiaer C. The life-forms and statistical plant geography. Oxford, 1934. 634 p.

SUMMARY

The structure of the compound leaf and the phyllode of *Acacia melanoxylon* R. Br. were compared. The organs were shown to differ in a complex of characters related to water regime. The characters which affect water uptake and loss during transpiration (the extent of xyleme development in the petiole, relative conductive area, number of stomata in the epidermis) are integrated into the leaf system. The phyllode system contains characters associated with water retention and loss (the extent of development of the water storage tissue, its volume per stoma). The leaves and the phyllodes in *Acacia* are concluded to show different pathways of adaptation to arid conditions: the picnomorphic and the succulent one.

УДК 581.526.33 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© В. А. Смагин

ТРАВЯНАЯ И ТРАВЯНО-МОХОВАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЕВТРОФНЫХ БОЛОТ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ И ЕЕ СИНТАКСОНОМИЯ

V. A. SMAGIN. RICH FEN VEGETATION OF THE TAIGA ZONE OF THE EUROPEAN RUSSIA AND ITS SYNTAXONOMY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова
Поступила 30.06.2003

В статье приведены синтаксономия и краткая характеристика растительности открытых низинных болот богатого грунтового питания, дан их географический анализ. Показано, что в направлении с запада на восток существенно меняется видовой состав сообществ, что обусловливает смену синтаксонов как минимум на уровне союза. Союз Caricion davallianae достигает восточных границ своего ареала. Низинные болота основной части таежной зоны Европейской России следует отнести к отдельному, вновь выделяемому союзу Bistorto–Caricion diandrae.

Ключевые слова: евтрофные болота, таежная зона, классификация, Россия.

В статье приводятся синтаксономический и географический обзоры растительности открытых низинных, в том числе и ключевых, болот таежной зоны Европейской России. В основу положен значительный фактический материал, собранный за период работы болотной группы Лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН начиная со второй половины 1970-х годов. За прошедшие 10 лет со времени опубликования монографии М. С. Боч и В. А. Смагина «Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны» (1993), где были приведены результаты классификации растительности болот региона, произошло значительное пополнение данных. Исследование растительности евтрофных болот проводилось в восточной части региона, откуда ранее имелась интересная, но отрывочная и явно недостаточная информация. Удалось исследовать большое число ключевых болот на востоке Ленинградской и юго-западе Архангельской областей. Полученный материал помог определить синтаксономическое место ассоциаций ранее рассматриваемых без отнесения к единицам высшего ранга и условно включаемых (Боч, Смагин, 1993) в союз Caricion nigrae и выделить ряд новых. Существенного пополнения описаний растительности союза Caricion davallianae из западной части региона не произошло. Однако накопившаяся информация позволила выделить в его составе еще одну ассоциацию. В процессе работы над классификацией растительности с учетом нового фактического материала от ряда ранее выделенных или указанных для региона ассоциаций (Боч, Смагин, 1993) пришлось отказаться.

В классификационной системе школы Браун-Бланке растительность травяных и травяно-моховых болот богатого питания относится к порядку Caricetalia davallianae Braun-Blanquet 1949, представленного, согласно большинству авторов, одним союзом Caricion davallianae Klika 1934. В монографии G. M. Steiner (1992) диагностическими видами порядка названы: *Carex dioica*,[1] *C. flava*, *C. capillaris*, *Eriophorum latifolium*, *Sesleria varia*, *Eleocharis quinqueflora*, *Juncus triglumis*, *J. alpino-articulatus*, *Pinguicula vulgaris*, *Parnassia palustris*, *Primula farinosa*, *Equise-*

---

[1] Названия растений приведены по работам С. К. Черепанова (1995), М. С. Игнатова и О. М. Афониной (1992).

tum variegatum, *Drepanocladus revolvens*, *Campylium stellatum*, *Fissidens adiantoides*. Для союза диагностическими видами являются: *Schoenus nigricans*, *S. ferrugineus*, *Blysmus compressus*, *Carex hostiana*, *C. lepidocarpa*, *C. tumidicarpa*, *C. pulicaris*, *Eriophorum latifolium*, *Baeothryon alpinum*, *Tofieldia calyculata*, *Epipactis palustris*, *Dactylorhiza incarnata*, *D. majalis*, *Liparis loeselii*, *Triglochin palustre*. В составе союза Steiner выделяет на горных болотах Австрии следующие ассоциации: Campylio–Caricetum dioicae, Schoenetum ferruginei, Junco obtusiflori–Schoenetum nigricantis, Caricetum davallianae, Drepanoclado revolventis–Trichophoretum cespitosi, Eleocharitetum pauciflorae, Caricetum frigidae. Для первой ассоциации автор приводит 28 синонимов, за holotypus принимается Carex dioica–Amblystegium stellatum ass. Osvald 1925, описанная на болотах Норвегии. Перечень синонимов говорит о том, что ассоциация понимается очень широко и своим ареалом охватывает всю Европу. К ней, придерживаясь точки зрения автора, следует отнести и все сообщества союза на территории России, за исключением сообществ с *Schoenus ferrugineus*. Любопытно, что лишь в одном из приведенных в таблице описаний ассоциации отмечена дающая ассоциации название *Carex dioica*. Синтаксономия союза, приводимая разными авторами, весьма противоречива и запутана.

Растительность союза Caricion davallianae заходит на территорию России в пределах северо-западного региона лишь краем своего ареала. Описания его сообществ нами были сделаны на евтрофных болотах вблизи западной границы страны главным образом в пределах Ордовикского плато (Гатчинский, Ломоносовский и Волосовский районы Ленинградской обл.) и на западе Псковской обл. недалеко от границы с Эстонией. В настоящей работе также использованы материалы, собранные в период с 1978 по 1988 гг. в ходе исследований на территории современных стран Балтии. Сообщества союза сохраняют здесь основное ядро группы диагностических видов, несмотря на имеющиеся различия во флористическом составе. По мере движения с запада на восток, по территории стран Балтии и примыкающей к ним части России, можно видеть дальнейшее сокращение численности видов этой группы и появление в составе сообществ евтрофных болот видов, характерных для других синтаксонов.

Асс. Primulo–Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957
(см. таблицу, асс. 1)

Диагностические виды: *Schoenus ferrugineus*, *Sesleria caerulea* + диагностические виды союза. Для ассоциации не характерны: *Carex flava*, *Equisetum palustre*, *Angelica sylvestris*, *Crepis paludosa*.

На территории России ассоциация нами описана 9 раз. 5 описаний сделаны на болотах Изборской котловины (Псковская обл.) и 4 — на небольших болотах в долине р. Шингарки (Ленинградская обл.). Сотрудниками Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН ассоциация была описана на территории западной Латвии (р-н Кемери) и Эстонии (заповедник «Вяйдумаа» на о-ве Сааремаа). Общее число описаний ассоциации, используемых в настоящей работе, — 23.

Сообщества ассоциации встречены на болотах, питаемых водами, содержащими высокую концентрацию кальция, расположенных в районах выхода на поверхность карбонатных пород. В Изборской котловине они располагаются на склоновых, часто обширных, участках болот. В долине Шингарки полностью покрывают небольшие, до 30 м в диам., висячие болота.

По видовому составу и ярусному строению сообщества достаточно однообразны. Можно выделить лишь географические викарианты — прибалтийский и западнорусский. Они отличаются группами видов, иллюстрирующими ослабление позиций союза Caricion davallianae по мере движения на восток и появление признаков союза Bistorto–Caricion diandrae. В составе сообществ прибалтийского викарианта присутствуют диагностические виды Caricion davallianae, ни разу не встреченные нами на болотах на территории России: *Carex davalliana*, *C. flacca*, *Eleocharis quinqueflora*, *Juncus subnodulosus*, *Sesleria caerulea*, *Tofieldia calyculata.* В составе сообществ западнорусского викарианта встречены: *Carex diandra*, *Ligularia sibirica*, *Rumex acetosa*, *Pyrola rotundifolia.* Для растительности Caricion davallianae в Европе они не характерны.

Асс. Caricetum hostianae Issler 1932 (см. таблицу, асс. 2)

Диагностические виды: *Carex hostiana* + диагностические виды союза. Важный признак — отсутствие или единичная встречаемость в очень малом количестве *Schoenus ferrugineus.*

Ассоциация описана там же, где и предыдущая, на болотах западной части Псковской (7 описаний) и Ленинградской (6) областей. Дважды она была описана М. С. Боч в Латвии и 1 раз в Эстонии. По сравнению с предыдущей ассоциацией, встречена на большем числе болот. В Псковской обл., кроме болот Изборской котловины, отмечена на болотах вокруг оз. Кучино, в Ленинградской обл. — на болотах в долинах рек Шингарки и Парицы в Ломоносовском и Гатчинском районах. Встречена на территории г. Луги, на болоте в овраге вблизи от городского кладбища. Ее сообщества целиком покрывают поверхность небольших болот или занимают отдельные участки более крупных, но в отличие от предыдущей ассоциации, это, как правило, участки подножий склонов. Мощность торфяной залежи варьирует от 5 м до полного отсутствия слоя торфа. На приозерных болотах, находящихся в глубоких котловинах, торф подстилается мощным слоем сапропеля. В долине р. Парицы встречается на молодых болотах без торфа, образующихся на месте известковых карьеров.

По флористическому составу близка к асс. Primulo–Schoenetum ferruginei, отличаясь от нее лишь доминантом травяного яруса и меньшим числом встреченных видов центрально-европейских болот, а также большей встречаемостью видов, чьи фитоценотические позиции усиливаются к востоку: *Angelica sylvestris*, *Carex flava*, *Crepis paludosa*, *Equisetum palustre.*

Асс. Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968 (см. таблицу, асс. 3)

Диагностические виды ассоциации совпадают с таковыми союза, но состав их сильно редуцирован. Здесь отсутствуют: *Carex davalliana*, *C. hostiana*, *Schoenus ferrugineus*, очень редко встречаются *Sesleria caerulea*, *Pinguicula vulgaris.*

Синонимы: Campylio–Caricetum dioicae Osvald 1925 (по описанию G. M. Steiner).

Ассоциация описана на территории Ломоносовского, Гатчинского, Волосовского и Лужского районов Ленинградской обл. (23 описания). Она встречена на болотах в долинах рек Шингарки, Парицы, Черной, Ижоры, по берегу озерка у пос. Пятая Гора, на болотах вокруг оз. Омчино, на болотце на дне оврага у городского кладбища в г. Луге. Это самая распространенная на территории Ленинградской обл. ассоциация союза. Ассоциация найдена и в Псковской обл., на бо-

Ассоциации евтрофных травяных и травяно-моховых болот таежной зоны Европейской России

Союз	Caricion davallianae					Caricion lasiocarpae							Bistorto-Caricion diandrae					
Ассоциация	1	2	3		4	5			6				7			8	9	10
Субассоциация (вариант, фация)			1	2		1	2	3	1	2	3	4	1	2	3			
Число описаний	23	22	25	14	16	10	29	4	47	57	10	63	5	28	29	33	30	7
D ass																		
Schoenus ferrugineus	V2	I+																
Carex hostiana	IV1	V2		++														
C. lepidocarpa	II1	I+		V2														
C. panicea	IV1	V2	V1	V1	++		++											
C. flava	I+	IV1	V1	III1	V2		I+			++			I+					
Eriophorum latifolium	IV1	IV+	IV1	IV1	V1		++	II1						I+	I+			
Carex appropinquata	r+		II+	++	III+	V2	V2	V1		r+	I+		V2	V3	V2	II+	III1	
C. diandra	I+	++	++	I+	++				V2	V2	V1	r+		II+	II1	V2	r+	V2
C. lasiocarpa					++	III1	II1	II+	I1	II1	II1	V3			II1	++	I1	I+
Poa pratensis		++	II+	II+	II+	++	II+	III+			II+		II+	IV1	V1	IV1	V2	I+
D Scheuchzerio-Caricetea nigrae																		
Menyanthes trifoliata	II1	III2	III2	IV2	V2	V3	V2	III1	IV2	V3	IV2	IV2	IV3	III2	IV3	V3	III2	V3
Salix rosmarinifolia	IV+	V1	IV1	IV+	IV+	V1	III1		++	II1	II+	II+		III1	III+	III+	++	III+
Carex rostrata	I+	IV+	II+	III1	IV1	III+	III1	V2	IV2	IV1	IV2	III1	III1	IV2	IV1	III1	V2	I+
Equisetum fluviatile	++	I+	III1	II+	III+	V1	V2	V3	III1	V1	III+	IV1	V2	V1	IV2	III+	III2	IV1
Epilobium palustre	I+	I+	I+	++	II+	II+	III+	II+	II+	III+	IV+	III+	III+	IV1	IV+	III+	V1	II+
Galium palustre	II+	II+	II+	II+	II+	III+	IV+	IV1	IV1	III+	III+	III+	V1	III+	III+	III+	III1	I+
Calliergonella cuspidata	II1	III2	IV2	II1	II1	III2	II1	II+		I1	II1	++	II2	III2	I1	I+	II1	
D Caricion davallianae																		
Campylium stellatum	IV2	III3	III2	III2	III1	++	r+		r+	++						++	++	
Limprichtia cossoni	III4	II2	III2	III3	+ 1		++			+ 1	I1			I1	r+	+ 1		
Potentilla erecta	V1	V1	III1	V1	V1	++	I+							r+	I+			
Cirsium palustre	II+	III+	III+	II+	IV+		I+							r+			r+	
Primula farinosa	V1	IV1	III1	II+	I+													

Союз	Caricion davallianae					Caricion lasiocarpae							Bistorto-Caricion diandrae					
Ассоциация	1	2	3		4	5			6				7			8	9	10
Субассоциация (вариант, фация)			1	2		1	2	3	1	2	3	4	1	2	3			
Число описаний	23	22	25	14	16	10	29	4	47	57	10	63	5	28	29	33	30	7
Briza media	II+	III+	II+	III+	III1		r+							r+				
Molinia caerulea	IV1	IV1	II+	III1	II+						I+	r+				++		
Pinguicula vulgaris	IV+	IV+	++	III+														
Succisa pratensis	III1	III1	III1	II+														
Eleocharis quinqueflora	III1	I+	II+	++														
Juncus articulatus	++	II+	II+	III+	III+		r+											
Dactylorhiza longifolia	++	II+	I+	I+	++													
Triglochin palustre	II+	II+	II+	II+	I+												r+	
Plagiomnium elatum	++	I1	III1	I1	I+													
Carex capillaris		III+	II+	I+	I+													
Sesleria caerulea	III+	I1	r+	I1														
Juncus alpino-articulatus	++	++	I+	++														
Blysmus compressus		++	II1															
Schoenus nigricans	r+																	
D Molinio-Arrhenatheretea																		
Filipendula ulmaria	II+	III1	IV1	III+	IV1		IV1	IV1		r+	I+	r+	II1	II+	I+	I+	r+	
Deschampsia cespitosa		I+	II+	I+	III1		I+	II+				++		II+	r+		I+	
Geum rivale	++	I+	II+	II+	III1		r+							I+	I+	I1	r+	
Coccyganthe flos-cuculi	r+	++	II+		II+		I+							r+	I+		r+	
Vicia cracca		II+	I+	I+	III+		++	III+						r+				
Luzula multiflora	r+	I+	++	r	I+		r+											
Ranunculus acris		II+	III+	++	I+		I+								r+			
Centaurea jacea	++	I+	II+	++	++													
Gallium boreale	I+	II+	++	I+														
Lathyrus palustris	r+	I+	I+	r+														
Cirsium heterophyllum	r+		I+	r+	++													

Festuca ovina	++	I+															r+	
F. rubra	r+	++		I+	++												r+	
Achillea millefolium	r+	I+	II+	I+														
D Scheuchzerietalia palustris и Magnocaricetalia elatae																		
Comarum palustre	r+	I+	I+	I+	II+	V2	V3	III2	V2	V2	IV2	V2	I1	I+	II+	III1	++	V1
Thyselium palustre	II+	++	I+	II+	I+	IV+	III+		IV1	III1	III+	III1	I+	r+	I+	++	r+	III+
Scutellaria galericulata	r+		r+	++	II+	++	I+	III+	III+	I+	II+	I+	I+	++	r+		r+	
Naumburgia thyrsiflora			r+			III+	III+	III+	V1	IV+	IV+	IV1	I+	I+	II+	I+	I+	II+
Calamagrostis neglecta			I+	I+	++	++	III1	II+	IV1	II+	IV+	II1		I+	++	I+	++	
Lysimachia vulgaris	r+	I+	I+	++	++	++	III+	III+	I+	r+	II+	I+	II1	I+	I+		r+	
Carex acuta		++	r+				II1	III+	II1	II+		I+						
C. cinerea		++				I+	I+	II+	III1	II+	II+	II+				++		
Stellaria palustris				I+		II+	II+		III+	II+	II+	II+	II1	++	I+	r+		
Ranunculus lingua						II+	I+		II+	++	II+	++				r+		
Lythrum salicaria						I+	I+		II+	r+		I+						
Cicuta virosa						I+	I+	II+	III+	II+	I+	II+	II+	I+	++	II+	r+	
D Magnocaricion elatae и Alnetea glutinosae																		
Salix cinerea	r+	II+	++	II+	I+	I1	III1		II+	II+	II+	II1		r+	r+	++	r+	
S. phylicifolia	r+		II+			III1	II1	II1	II1	II1		II1				r+		
Sphagnum squarrosum		1			++	++	I1		III2	II1	III3	II1			++	I1		
Alnus glutinosa	r+	I+		I+			I+					r+	III1		r+			
A. glutinosa (подрост)	I+	I+	++	III+	++	I+	++		++	I+		I+	II+		r+		r+	
Thelypteris palustris		I+	r+	III1	++	I+	II1		I1	I1	II1	r+	V2	I1	+ 1	++	I1	
Lycopus europaeus			++	r+		++	II+		II+	r+		++						
D Bistorto-Caricion diandrae																		
Rumex acetosa	r+	++	++		II+		++				IV1	r+	IV1	V1	V1	V1	V2	II+
Bistorta major					III+									V1	V2	III1	II1	III+
Saxifraga hirculus					++	++								I+	I+	III+	III1	
Sphagnum warnstorfii	r+	II1		+ 1	III3	++	++			++	I+			I1	V5	V4	II2	V5
Aulacomnium palustre	++	I+	r+	I+	IV2		++			r+	II+	r+		III1	II1	IV2	III2	I+
Paludella squarrosa					++					r+	I+			I1	I1	II1	I1	
Helodium blandowii						++	++		I+	+1	II1	r+		II1	II1	I+	I1	

Продолжение таблицы

Союз	Caricion davallianae					Caricion lasiocarpae							Bistorto-Caricion diandrae					
Ассоциация	1	2		3	4		5			6				7		8	9	10
Субассоциация (вариант, фация)			1	2		1	2	3	1	2	3	4	1	2	3			
Число описаний	23	22	25	14	16	10	29	4	47	57	10	63	5	28	29	33	30	7
Luzula pilosa		++			I+									I+	III+		r+	
Plagiomnium ellipticum	++	I1	II+	r+	III1	I1	III1		r+	I+	II+	r+	IV4	IV4	IV2	II1	III3	
Caltha palustris			II+	II+	I+	II+	II+	III+	++	II+	II+	I+	IV1	V2	IV1	II+	III1	
Galium uliginosum	I+	I+	III+	III+	IV+	++	I+	III+	II+	I+	II+	r+	I+	V1	V1	IV1	III1	
Tomentypnum nitens		I+	II+	III1	IV2	++							I1	II1	II1	II2	III2	
D Caricion davallianae и Bistorto-Caricion diandrae																		
Epipactis palustris	IV1	III+	III1	IV1	IV1		I+				I+		I+	II1	IV1	II+	II1	
Equisetum palustre	II+	IV1	III1	III1	V2	++	I+	III1		++	I+	r+	III1	II+	II+	II1	II1	II+
Carex dioica	I+	II+	II+	II+	II+		r+				I+	r+		I+	II+	II+	I+	III+
Dactylorhiza incarnata	II+	I+	III1	II+	II+	++	II+			I+	I+	r+		I+	II+	III+		I+
Angelica sylvestris		II+	II+	r+	IV+		I+	II+			I+		II+	II+	III+	II+	II+	
Hamatocaulis vernicosus	+1	I1		II2	III3	II1	I1		r1	II1		r+	III2	I1	r1	III2	II2	
Crepis paludosa		II+	II+	II+	III1		r+						I+	I+	II+	II+	++	
Parnassia palustris	III+	I+	II+	II+	V+	++	++			r+	II+			I+		I+	r+	
Pyrola rotundifolia	I+	I+	++		II+						II+		I+	++	III+	I+	++	
D Caricion nigrae																		
Carex nigra	II+	IV1	III1	III+	I+	III+	II+	II+	r+	r+	III+	r+		++	I+	I+		
Viola palustris		++	I+	++	III+	++				r+		++		I+			r+	
V. epipsila		++	r+	I+	II+		++	II+		r+				I+	II+	++	I+	
D Caricion lasiocarpae																		
Carex chordorrhiza		++			II1	V1	I+	II+	I1	III1	II+	II1	I+	I+	++	III1	II1	III+
C. limosa	++	++	I+	II+		V1	I+	II1	I+	IV2	III+	II1		r+	I+	III1	II1	II+
Eriophorum polystachion	I+	I+	III1	++		II+	III+		II+	III+	IV+	II+	III+	I+	r+	II+	II+	V+
Utricularia intermedia	II+					III1	I+		II+	III1	I+	III1				I+		
Sphagnum contortum		++				II2	I2		r+	I1	I1	I1				r+		

S. obtusum						++	I2			I+	+ 1	II2	I1				r+		
S. teres							II2			+ 1	II2	II2	I1				II2		I1
D Rhynchosporion albae																			
Drosera anglica		II+			++						I+	I+	++					r+	
Scheuchzeria palustris											II+	II+	++				I+		
D Sphagnion papillosi																			
Sphagnum papillosum													r+						II2
Baeothryon alpinum			++	++	I+	II1	++	r+			I+	I+	++			r+	II+	r+	III1
D Oxycocco-Sphagnetea																			
Oxycoccus palustris			++	++	I+	II+	V1	I+		++	II1	III1	II1		r+	III1	IV1	I+	V2
Andromeda polifolia							III+	r+			I+	II+	II+			++	III+		V1
Drosera rotundifolia		++	I+	r+	++	II+	II+	r+	II+	r+	I+	II+	I+			I+	II+		V+
Sphagnum angustifolium			+1		r+	I1	+ 2	r+			r1	II3	++			II2	II2		III3
Chamaedaphne calyculata										r+	++	I+	I+				++		IV1
Betula nana											II+	I+	I+				III1		V2
Pinus sylvestris (низкорослые болотные формы)																			IV1
Прочие виды																			
Betula pubescens	древостой	++	I+	++	I+	++	++	II+			r+		I+	IV1	III1	IV1		++	
Salix pentandra										r+	r+	I+	r+				I+		
Picea abies						++								I+	I+	III1		r+	
Pinus sylvestris		r+	++		r+	II+		r+			r+		r+	II+	++	II+	II+		I+
Alnus incana	подрост	++	I+	II+	I+	I+	++	I+	IV1				++		I+	II+			
Betula pubescens		III1	III1	III1	III1	III1	III+	II1	II+	I+	II1	III1	II1	I+	II1	III1	III1	II+	I+
Picea abies		I+	I+		++	III1		I+			r+	I+	r+	III+	II+	III1	II+	I+	III+
Pinus sylvestris		II1	I+	r+	II1	II+		++				II+	++	I+	I+	II+	II+		I+
Salix pentandra				r+		I+	II+	II+	II+	++	I+	II+	I+	I+	I+	r+	III+		II+
Agrostis stolonifera			I+	I+	++	II+	++	II+		I+	I+	I+	++						
Potentilla anserina		r+	I+	I+	++			I+	III+										
Salix myrsinifolia		I+	III1	II+	II+	III1	++	I+		II+	++	I+	I+		r+	I+	I+	++	
Phragmites australis		III1	II+	II+	II1	III1		II1		II1	++		I1	IV2	II1	II2	II+	++	

Союз	Caricion davallianae					Caricion lasiocarpae							Bistorto-Caricion diandrae					
Ассоциация	1	2		3	4		5			6				7		8	9	10
Субассоциация (вариант, фация)			1	2		1	2	3	1	2	3	4	1	2	3			
Число описаний	23	22	25	14	16	10	29	4	47	57	10	63	5	28	29	33	30	7
Marchantia polymorpha		I+	r+		I+	I+	I1		r+	r+			III1	II1	I+	r+	I1	
Calliergon giganteum		++	II1	r+		II1	II1		II2	II1	I+	+1	I+	I1		II1	I1	
Climacium dendroides	r+	I+	r+	I+	++	I+	I+	II1		++	II+			++		r+	r+	
Bryum pseudotriquetrum	I+	II1	III1	II+	II1	II1	II1	II1		II1		++		r+	r+	II1	I1	
Salix aurita		I+	++	I+	II+	III1	++		++	I+		I+		++	++	++		
S. lapponum		++	++	I+	++	III1	I+		I+	II+		II+				++		I+
S. starkeana	r+	I+	I+	I+	++	II1	r+		I+	++	II+	r+						
Carex cespitosa			II+	++	++		I+		r+			r+	I+	I1	I+	I+	I+	
Betula humilis	I+	++	II+		II+	II1	++			I+	I+	I+		r+	++		++	I+
Pedicularis palustris	II+	I+	II+	I+	I+	II+	++			I+		I+			I+	I+	r+	II+
Myosotis palustris		++	I+		I+		I+	II+	r+					I+			I1	
Geranium palustre			I+	I+	I+		I+							r+				
Frangula alnus	III+	III+	II+	III+	II+		I+					r+						
Calla palustris						++	r+		III1	++	II1	r+	I+		r+			
Cardamine pratensis		++	I+	r+	I+		++		I+	r+	I+		I1	II+		II+	II+	
Stellaria crassifolia				r+	++		r+			r+	II+			I+	++	I+	II+	
S. alsine									r+	r+				II+	II+	++	I+	
Calliergon cordifolium					I+		I+		II1	I1	I+	I1			r+			
Eriophorum gracile	I+	++		++	++				r+	I+		++		++	++	I+	r+	
Cratoneuron filicinum	I1	I+	II1	++				II1		r+					++	+ 1	I1	
Calamagrostis canescens	r+						II+					++		I+	r+		r+	
Carex vesicaria							++					r+		r+	r+			
Cinclidium stygium				I1	++	II1	I+	II1		I1		++				++		
Sarmentypnum sarmentosum			r1	r1	++		I2	II1	r+	++	I+	++						
Veronica longifolia			r+				++	III+						r+	r+			
Scorpidium scorpioides	II1	+ 1		r+				II1		I1		I2						
Listera ovata	r+	I+	r+		I+									r+	II+	I+		

Polygala amarella	I+	II+	III+		I+													
Dactylorhiza traunsteineri		++		r+	I+								I+					
D. maculata	++		r+	I+		++				r+				++	II+	II+		III+
Melampyrum pratense											I+				II+	III+		III+
Pleurozium schreberi	r+			++										I1	I+			I+
Prunella vulgaris	++	II+	I+	I+			++	II+										
Carex omskiana	r+			++		III	I+		++	r+	I+	++						
Marchantia aquatica		++	r+						r+	r+	II+					r+	I+	
Poa palustris		++	r+		I+					++	I+						r+	
Trisetum sibiricum	I+	++	r+		I+											I+	r+	
Salix triandra									r+	++		r+						
Typha latifolia									V2	I+		I+						
Utricularia vulgaris				r+					I+	r+		++						
Philonotis fontana	++	++	++	+ 1													r+	
Gymnadenia conopsea	++	++	I+		++												r+	II+
Plagiomnium rostratum	r+	I1	r1	r1	I+												r+	
Drepanocladus sendtneri	r1	++										r+					r+	
Pinguicula alpina	r+																	
Cladium mariscus	I+		r+	r+														
Rhinanthus minor	r+		++	r+														
Plagiomnium medium	I+	++	+1	r+														
Limprichtia revolvens	I1		r1															
Carex elata	++	++	r1	I+					r+			r+						
Thuidium recognitum	r+	++		++														
Carex buxbaumii	I+	++		++														
Swertia perennis			II+	r+														
Bistorta vivipara	++	I+	II+															

Примечание. Номера ассоциаций: 1 — Primulo-Schoenetum ferruginei; 2 — Caricetum hostianae; 3 — Caricetum paniceae-lepidocarpae (1. subass. caricetosum paniceae; 2. subass. caricetosum lepidocarpae); 4 — Cariceto flavae–Eriophoretum latifolii; 5 — Caricetum appropinquatae (1. var. Carex chordorrhiza; 2. var. typicum; 3. vic. Rumex acetosa); 6 — Caricetum diandrae (1—3 — фация Carex diandra; 4 — фация Carex lasiocarpa. 1. Subass. typhaetosum latifolii; 2—3 subass. typicum; 2. var. typicum; 3. var. Rumex acetosa); 7 — Bistorto-Caricetum appropinquatae (1. описания в юго-западной части Ленинградской обл.; 2. var. Plagiomnium ellipticum; 3. var. Sphagnum warnstorfii); 8 — Bistorto–Caricetum diandrae; 9 — Cariceto (rostratae)–Poetum pratensis; 10 — Betulo nanae–Sphagnetum warnstorfii subass. cariecetosum diandrae. Римскими цифрами показаны классы постоянства видов: r < 5 %; «+» — >5—10; I — >10—20; II — >20—40; III — >40—60; IV — >60—80; V — >80. Арабскими цифрами показаны баллы среднего проективного покрытия: «+» — <1 %; 1 — 1—5; 2 — 6—15; 3 — 16—25; 4 — 26—50; 5 — >50.

лотах Изборской котловины и котловины вокруг оз. Кучино (12 описаний) (Печорский р-н), на небольших болотах в Куньинском и Псковском районах (по 1). Дважды описана в западной Латвии.

Ассоциация встречена на болотах, питаемых водами с высоким содержанием карбонатов, расположенных в долинах рек и озерных котловинах, врезанных в толщу известковых пород. Часто занимаемые ею участки болота несут следы антропогенного воздействия, чаще всего интенсивного выпаса.

Ассоциация подразделена на 2 субассоциации: caricetosum paniceae и caricetosum lepidocarpae. Вторая дифференцируется присутствием *Carex lepidocarpa*, которая часто является доминантом травяного яруса и тем, что в ее составе, пусть и редко, встречаются *Carex hostiana*, *Sesleria caerulea*, *Pinguicula vulgaris*.

Асс. **Cariceto flavae–Eriophoretum latifolii ass. nov.**
(см. таблицу, асс. 4)

Ассоциация является наглядным примером классификационного континуума, она включает сообщества, имеющие переходные черты между союзами Caricion davallianae и Bistorto–Caricion diandrae. Диагностические виды: *Carex flava*, *Eriophorum latifolium*, *Parnassia palustris*, *Potentilla erecta*, *Equisetum palustre*, *Bistorta major, Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*. От остальных ассоциаций союза Caricion davallianae отличается крайне редуцированным набором диагностических видов и присутствием таковых союза Bistorto–Caricion diandrae. От его ассоциаций отличается постоянно встречающимися несколькими диагностическими видами Caricion davallianae и группой диагностических видов класса Molinio–Arrhenatheretea. Ассоциация имеет переходный характер и с равным основанием может быть отнесена к обоим выше названным союзам.

Ассоциация представлена 14 описаниями, бóльшая часть которых выполнена в юго-восточной части Ленинградской обл. (9), 2 сообщества встречены в Лужском р-не, по 1 — в Бежаницком и Валдайском районах Псковской и Новгородской областей и в Литве (Игналинский национальный парк). Ассоциация является самой восточной из состава союза Caricion davallianae.

Сообщества ассоциации приурочены к склоновым, достаточно хорошо дренированным, ключевым болотам. Они занимают, как правило, всю поверхность небольших болот, реже — склоновые участки более крупных.

Ассоциацию можно подразделить на 2 варианта, дифференцирующихся доминантами мохового яруса. Вариант Hamatocaulis vernicosus характеризуется доминированием в моховом ярусе бриевых мхов. Он представлен 8 описаниями, сделанными на 3 болотах, расположенных на разных берегах р. Чагоды вблизи пос. Климово. К варианту Sphagnum warnstorfii отнесено 6 сообществ, встреченных в Новгородской, Псковской областях, юго-западной части Ленинградской обл. и Литве.

Сообщества с доминированием *Carex diandra* и *C. appropinquata* в европейской классификации выделяют в отдельные ассоциации Caricetum diandrae Jonas 1932 и C. appropinquatae Koch (1926) Soó 1938.

При этом разными исследователями эти ассоциации относятся к разным союзам и даже классам. Так, K. Dierssen (1982) и G. M. Steiner (1992) включают их в состав союза Caricion lasiocarpae класса Scheuchzerio-Caricetea nigrae, в отношении асс. Caricetum diandrae с ними солидарны E. Oberdorfer (1977) и W. Matuszkiewicz (1984), но асс. Caricetum appropinquatae они относят к порядку Magnocaricetalia elatae класса Phragmiti-Magnocaricetea. Разногласия эти не случайны, растительность этих ассоциаций имеет переходные черты, занимает часто экотонные участки на границе разных экосистем, как например: болото — водоем (озеро, река), болото — сырой луг. Часто располагаются на небольших болотах, находящихся в узких лощинах, междюнных западинах, шириной менее 50 м, где велико воздействие соседних, не болотных фитоценозов. Эти сообщества, особенно относящиеся к асс. Caricetum appropinquatae, отличаются большим разнообразием видового состава. Здесь представлены виды разной экологии, относящиеся к диагностическим группам разных классов растительности. С трудностями определения их места в синтаксономии болотной растительности мы столкнулись при написании монографии о болотной растительности Северо-Запада России (Боч, Смагин, 1993). Они существенно отличались по богатству видового состава от классических ассоциаций союза Caricion lasiocarpae – Caricetum rostratae и C. lasiocarpae, в то же время никак не подходили для отнесения к Caricion davallianae, несмотря на постоянное присутствие некоторых его диагностических видов. Тогда нам пришлось их рассмотреть без отнесения к высшим таксономическим единицам. Собранный за прошедшие годы большой фактический материал позволил определить место этих ассоциаций в синтаксономической иерархии. Сообщества с участием этих видов осок разделились на несколько, очень четко дифференцированных групп.

Асс. Caricetum appropinquatae Koch (1926) Soó 1938 (см. таблицу, асс. 5)

Диагностические виды: *Carex appropinquatae* + группа диагностических видов порядка Scheuchzerietalia palustris. Важным признаком является отсутствие диагностических видов союза Bistorto – Caricion diandrae.

Ассоциация характерна для низинных приозерных, приречных и приручейных болот, сплавин, лаггов, окраин ключевых болот и склоновых болот. Мощность торфяной залежи варьирует от полного ее отсутствия, до 6 м и более под приозерными болотами, где торф подстилается еще и толстым слоем сапропеля. Эти болота и болотные участки, как правило, невелики по размерам, и их диаметр не превышает нескольких сот метров. Ассоциация встречена на территории Псковской, Новгородской и Ленинградской (преимущественно, в южной части) областей. Однако встречается и севернее, она отмечена в Белозерском р-не Вологодской обл. и Холмогорском р-не Архангельской обл. Сообщества ассоциации насчитывают от 15 до 60 видов, средний состав — 29. Ассоциацию можно подразделить лишь на 2 варианта: typicum и Carex chordorrhiza. Последний диагностируется группой видов, характерных для союза Caricion lasiocarpae: *Carex chordorrhiza*, *C. lasiocarpa*, *C. limosa*, *Baeothryon alpinum*, *Utricularia intermedia*, *Salix lapponum*, частью видов, характерных для класса Oxycocco-Sphagnetea: *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, и заметным участием в сложении мохового яруса сфагнов: *Sphagnum contortum*, *S. teres*, *S. obtusum*, *S. angustifolium*. В составе его сообществ отсутствуют виды, характерные для класса Molinio-Arrhenatheretea, меньшим обилием и встречаемостью отличаются виды Phragmiti-Magnocaricetea. Сообщества, описанные в Пинежском р-не Архангельской обл., можно выделить в северный викариант ассоциации, характеризующийся обеднением набора видов, диагностических для Scheuchzerietalia palustris и Phragmiti-Magnocaricetea, отсутствием — для Caricion davallianae и появлением видов, диагностических для союза Bistorto–Caricion diandrae. Они располагаются на окраинах, в ложбинах стока с ключевого болота, на крутом береговом склоне р. Пинега, где выклиниваются минеротрофные грунтовые воды.

В своих основных чертах на большей части площади Европейской России сообщества ассоциации сходны с описанными на болотах Центральной Европы. Это единая ассоциация, имеющая широкий ареал, границы которого, вероятно, идут на восток еще далее Белого оз. и низовьев р. Пинеги. О том, что сообщества с *Carex appropinquata* достигают Урала, писал А. А. Корчагин (1940).

Асс. Caricetum diandrae Jonas 1933 (diandrae-lasiocarpae Duvigneaud 1949) (см. таблицу, асс. 6)

Диагностические виды: *Carex diandra*, *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Thyselium palustre*, *Sphagnum squarrosum*.

Ассоциация широко распространена в таежной зоне Европейской России, ареал ее охватывает бóльшую площадь по сравнению с ареалом Caricetum appropinquatae. Она заходит далее на север, являясь обычной и на болотах подзоны средней тайги, ее сообщества занимают обширные пространства низинных приозерных, приречных болот, мочажины мезоевтрофных аапа-болот, достаточно обводненных, часто имеющих поемный режим увлажнения. Уровень pH воды в них — 5.5—6.5. Мощность торфяной залежи варьирует от 0.5 до 4.0 м, в южной части ареала ассоциации торф, как правило, подстилается мощным слоем сапропеля.

Ассоциация подразделена на 2 субассоциации: typicum и Typhaetosum latifolii. Последняя дифференцируется группой видов, диагностических для класса Phragmiti-Magnocaricetea, низкой константностью видов, диагностических для союза Caricion lasiocarpae, и отсутствием видов, диагностических для союзов Caricion davallianae, Bistorto–Caricion diandrae и класса Oxycocco-Sphagnetea (см. таблицу). Она описана на приозерных болотах и сплавинах. Сообщества субассоциации typicum соответствуют основным признакам ассоциации. *Carex diandra* является доминантом или содоминантом осокового яруса в сообществах, где фитоценотический оптимум имеют виды, диагностические для союза Caricion lasiocarpae, редко и в небольшом количестве встречаются виды, диагностические для союзов Caricion nigrae, Caricion davallianae и класса Oxycocco-Sphagnetea, и очень редко — союза Bistorto-Caricion diandrae и класса Phragmiti-Magnocaricetea. Субассоциация подразделена на 2 варианта — typicum и Rumex acetosa. Вариант Rumex acetosa отражает синтаксономический континуум, плавный переход к растительности другой ассоциации (Bistorto-Caricetum diandrae) и другого союза (Bistorto-Caricion diandrae). К нему отнесены описания, в которых единично и в очень небольшом количестве отмечены виды, диагностические для этого союза, чаще всего *Rumex acetosa*.

В условиях обводненных, проточных, мезоевтрофных болот совпадает экологический оптимум 2 видов осок: *Carex diandra* и *C. lasiocarpa*. Они здесь являются фитоценотически замещающими видами. При переходе доминирующей роли от одного вида к другому никаких изменений в составе сообществ, часто соседствующих друг с другом, не происходит, и их логично относить к одной ассоциации. Замещение это можно наблюдать в широком географическом диапазоне, от болот юга Псковской обл. до мезоевтрофных аапа-болот Архангельской обл., причем в последних как в мочажинах, так и на грядах. Поэтому мы склоняемся к принятию для этой ассоциации названия данного P. Duvigneaud (1949) Caricetum diandrae-lasiocarpae и выделяем в составе ассоциации по признаку доминирования в осоковом ярусе 2 фации typicum (Carex diandra) (см. таблицу, асс. 6, 1—3) и Carex lasiocarpa (см. таблицу, асс. 6, 4).

Но существенно иной видовой состав имеют сообщества с *Carex appropinquata* и *C. diandra*, произрастающие на евтрофных болотах напорного грунтового питания, в том числе ключевых. По показателям богатства минерального питания они занимают местообитания схожие с растительностью союза Caricion davallianae, но видовой состав их другой. Бóльшая часть диагностических видов Caricion davallianae в них отсутствует, так же как их диагностических видов нет в сообществах центрально-европейского союза. Мы отнесли их к новому союзу Bistorto-Caricion diandrae, включившему 3 ассоциации Cariceto-Poetum pratensis и 2 новые — Bistorto-Caricetum appropinquatae и Bistorto-Caricetum diandrae.

Порядок Sphagno warnstorfii–Tomentypnietalia Dahl 1956 Rybnicek 1964

Диагностические виды: *Sphagnum warnstorfii*, *Tomentypnum nitens*, *Paludella squarrosa*, *Aulacomnium palustre*, *Carex dioica*, *Galium uliginosum*.

Союз **Bistorto-Caricion diandrae. all. nov.**

Диагностические виды: *Bistorta major*, *Rumex acetosa*, *Saxifraga hirculus*, *Helodium blandowii*, *Plagiomnium ellipticum*, *Epipactis palustris*, *Angelica sylvestris*, *Crepis paludosa*, *Equisetum palustre*, *Dactylorhiza incarnata*, *Parnassia palustris*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Caltha palustris*.

Асс. **Bistorto–Caricetum appropinquatae nom. nov.**

(Warnstorfii-Sphagnetum paradoxo-caricosum Korchagin 1940) (см. таблицу, асс. 7)

Диагностические виды: *Carex appropinquata* + диагностические виды порядка и союза. От сообществ асс. Caricetum appropinquatae дифференцируется группой видов, диагностических для союза и низкими показателями константности и покрытия видов, диагностических для классов Phragmiti–Magnocaricetea и Alnetea glutinosae. От асс. Bistorto–Caricetum diandrae дифференцируется видом доминантом травяного яруса, а также бóльшим обилием и постоянством *Caltha palustris*, *Plagiomnium ellipticum*, и наоборот, меньшим — видов, диагностических для союза Caricion lasiocarpae и класса Oxycocco-Sphagnetea.

Бóльшая часть описаний ассоциации выполнена в юго-восточной части Ленинградской обл., на ключевых болотах в долинах рек Воложбы, Чагоды, Соминки, Шигалки. Кроме того, ассоциация встречена на ключевых болотах Вологодской (Устюженский и Белозерский районы), Архангельской (Пинежский р-н), Новгородской (Валдайский р-н), Псковской (Печорский р-н) областей и юго-западной части Ленинградской обл. В основном ассоциация распространена в пределах подзоны южной тайги, для средней тайги не характерна. На север она поднимается по долине р. Северная Двина.

Сообщества ассоциации располагаются как на участках склонов разной высоты и уклона, так и подножиях склонов ключевых болот. Фитоценотического оптимума и соответственно максимального значения проективного покрытия *Carex appropinquatae* достигает на склоновых участках. Ассоциация предпочитает умеренно обводненные болота, достаточно дренированные внутризалежным или поверхностным стоком. Глубина торфяной залежи варьирует в широких пределах, но обычно измеряется 1.5—2.5 м. Уровень pH воды лежит в диапазоне 6.8—8.2. Ассоциация подразделена на 2 варианта: Plagiomnium ellipticum и Sphagnum warnstorfii. Первый (см. таблицу, асс. 7, 1—2) характеризуется доминированием бриевых и отчасти печеночных (*Marchantia polymorpha*) мхов. Сообщества второго варианта (см. таблицу, асс. 7, 3) дифференцируются доминированием в моховом ярусе *Sphagnum warnstorfii*, большим постоянством видов, характерных для классов Oxycocco-Sphagnetea и Piceo-Vaccinietea. Описания, выполненные в юго-западной (на болотах вокруг

Молосовских озер) части Ленинградской обл., имеют существенные отличия в видовом составе от большинства сообществ ассоциации. Для них характерен неполный набор диагностических видов союза и постоянное присутствие диагностических видов класса Alnetea glutinosae. Они выделены в отдельный западный викариант ассоциации (см. таблицу, асс. 7, 1).

Асс. **Bistorto–Caricetum diandrae nom. nov.**
(Warnstorfii-Sphagnetum diandro-caricosum Korchagin 1940) (см. таблицу, асс. 8)

Диагностические виды: *Carex diandra* + диагностические виды союза. Группа последних дифференцирует ее от асс. Caricetum diandrae и Betulo nanae–Sphagnetum warnstorfii (fas Carex diandra). От асс. Bistorto–Caricetum appropinquatae отличается не только доминантом верхнего травяного яруса, но и большей константностью диагностических видов союза Caricion lasiocarpae и класса Oxycocco-Sphagnetea, меньшей константностью и обилием *Caltha palustris*, *Plagiomnium ellipticum* и отсутствием видов, диагностических для класса Molinio Arrhenatheretea.

Ассоциация описана на территории Ленинградской, Псковской, Архангельской областей, Республики Коми, где занимает значительные площади на низинных болотах богатого грунтового питания. Выход на поверхность ключей не отмечен, но о характере питающих их вод свидетельствует железистая пленка на поверхности и уровень pH — 6.2—7.3. Такие болота находятся в глубоких котловинах с высокими крутыми берегами, например болота, встреченные к юго-западу от Божанского оз. (Бокситогорский р-н), или южная часть болота Кукигарь (Подпорожский р-н). Здесь ассоциация занимает почти половину их площади. Характерным примером местообитания ассоциации может служить и участок болота Никандровское (Порховский р-н), составляющий большую часть площади верхового, примыкающий к высокой моренной гряде, пересекающей болото. Из подножия гряды выклиниваются богатые грунтовые воды, что четко индицирует растительность ассоциации, окаймляющей ее край, которая резко контрастирует с растительностью остальной части болота.

Ассоциация представлена 33 описаниями, сходными по видовому составу; ее можно подразделить лишь на варианты по признаку доминирования в моховом ярусе сфагновых или бриевых мхов: *Sphagnum warnstorfii* и *Tomentypnum nitens*. В сообществах первого варианта чаще и с большим покрытием встречаются виды, имеющие фитоценотический оптимум в растительности класса Oxycocco-Sphagnetea. Для них характерен уровень pH воды — 6.1—6.3, тогда как под сообществами второго варианта он варьирует от 7.0 до 7.3.

Асс. Cariceto (rostratae) — Poetum pratensis Smagin in Smagin et Boć 1993
(см. таблицу, асс. 9)

Диагностические виды: *Poa pratensis*, *Rumex acetosa*, *Carex rostrata*, *Saxifraga hirculus*, *Epilobium palustre*. Характерным признаком ассоциации является доминирование выше перечисленных видов (как минимум 3 первых) и более бедный видовой состав по сравнению с другими ассоциациями союза или союза Caricion davallianae, с сообществами которых она на ряде болот граничит. В ее составе нет видов, диагностических для класса Oxycocco–Sphagnetea.

Ассоциация описана в широком географическом диапазоне от западных районов Псковской обл. (Изборская котловина) до долины р. Пинеги в Архангельской обл. Бóльшая часть описаний выполнена на юго-востоке Ленинградской обл., на болотах долин рек Воложбы и Чагоды. Сколько-нибудь заметного географического изменения в составе сообществ ассоциации не выявлено.

Ассоциация имеет четкую топологическую приуроченность: ее сообщества занимают ключевые бугры, участки болот, расположенные вокруг «ванн» — выходов на поверхность ключевых вод и окаймляющие питаемые этими водами ручьи. Эти местообитания постоянно залиты слоем очень холодной воды. Мощность торфяной залежи сильно варьирует, торф перемежается со слоями известковой гиттии, часто являющейся субстратом современной растительности.

Сообщества ассоциации (30 описаний) не имеют существенных различий во флористическом составе и ярусной структуре, поэтому для выделения субассоциаций оснований нет. Можно лишь выделить вариант Carex chordorrhiza, имеющий локальный характер. Его сообщества отличаются и занимаемым экотопом, покрывая ровную поверхность довольно крупного болота у подножия склона.

Carex diandra является доминантом травяного яруса еще в одном типе сообществ, который нельзя включить ни в одну из 2 рассмотренных ассоциаций. Отличия их столь велики, что требуют отражения на синтаксономическом уровне не ниже союза. Специфика их видового состава предопределена спецификой местообитаний, которыми являются гряды гетеротрофных болот аапа-типа. Их следует рассматривать в рамках отдельного союза Sphagnion papillosi, характерными признаками которого является наложение и равное участие в образовании сообществ видов, диагностических для классов Oxycocco-Sphagnetea и Scheuchzerio-Caricetea nigrae, а также наличие небольшой группы диагностических видов, достигающих здесь фитоценотического оптимума, таких как *Sphagnum papillosum*, *Baeothryon alpinum, B. cespitosum*. Рассмотрение растительности этого союза выходит за рамки задач данной статьи, но для полноты картины синтаксономического разнообразия сообществ с *Carex diandra* в таблице (асс. 10) показана субасс. Betulo nanae–Sphagnetum warnstorfii caricetosum diandrae.

На территории Северо-Запада России происходит изменение флористического и фитоценотического состава растительности евтрофных болот. Изменение столь существенное, что должно быть отражено в синтаксономической иерархии на уровне не ниже союза. Мы отнесли вновь выделенные ассоциации евтрофных болот таежной зоны Европейской России к новому союзу Bistorto–Caricion diandrae, включив его в порядок Sphagno warnstorfii–Tomentypnietalia. Последний предложен для горных евтрофных болот Норвегии и Чехословакии в ранге союза порядка Caricetalia davallianae (Caricetalia fuscae — по: Dahl 1956). Относимые к союзу Sphagno warnstorfiani–Tomentypnion сообщества имеют в своем составе ряд диагностических видов Caricetalia davallianae, но вместе с тем в них становятся заметными и виды, фитоценотический оптимум которых лежит на евтрофных болотах востока Европы. В горах Чехии и Словакии это прежде всего мхи. Диагностическими видами союза (мы переводим его в ранг порядка) названы виды, константные и для Caricion davallianae, и для Bistorto–Caricion diandrae. Симптоматично, что в качестве синонимов союза его авторы привели типы растительности скандинавских исследователей — Ruuhijärvi, Cajander и Nordhagen. Растительность этого порядка широко распространена в Финляндии (Ruuhijärvi, 1960) и на большей части Скандинавии. Основное флористическое ядро растительности, называемое Ruuhijärvi Paludella-Braunmoore, Campylium stellatum-Braunmoore, Sphagnum warnstorfianum–Braunmoore, совпадает с таковым описанной нами на востоке Ленинградской, в Вологодской и Архангельской областях. Однако имеются и отличия: в Финляндии нет *Bistorta major*, *Poa pratensis*, *Stellaria crassifolia*, *Carex appropinquata*, *C. diandra*, зато представлены западные и северные виды: *Molinia caerulea*, *Bartsia alpina*, *Saussurea alpina*, *Selaginella selaginoides*, *Pinguicula vulgaris*, *Tofieldia pusilla*, *Carex panicea*, *Schoenus ferrugineus*. Кроме предложенного нами, в этот порядок следует включить еще ряд союзов, отражающих региональную специфику растительности евтрофных болот, в том числе свойственных Скандинавии.

Признакам выделенного нами союза соответствуют описания растительности ключевых болот юго-запада Ленинградской обл. (Богдановская-Гиенэф, 1927; Самбук, 1930); там лишь отсутствует (как и у нас в описаниях с Молосовских озер) *Bistorta major*.

Столь четкая картина смены растительности болот богатого минерального питания, наблюдаемая на Северо-Западе, выражена, видимо, не везде. Так, по данным Б. П. Кизене (1986), на ключевых болотах Литвы распространены сообщества, где видовой состав включает диагностические виды обоих союзов, в частности *Bistorta major*, в западной части Ленинградской и Псковской областей, на болотах, нами ни разу не обнаруженный. Там он произрастает вместе с *Carex lepidocarpa*. При характеристике растительности Caricion davallianae в Польше (Matuszkiewicz, 1984) ни одного из видов, диагностических для Bistorto–Caricion diandrae, не названо. При характеристике ассоциаций горных болот Чехословакии (Rybnicek et al., 1984) из их числа упоминают *Aulacomnium palustre*, *Tomentypnum nitens*, *Galium uliginosum*, *Caltha palustris*. Столь характерный для евтрофных болот северной части Европейской России *Bistorta major* в горах Чехословакии произрастал лишь на влажных лугах (Balatova-Tulackova, 1974). Из сводок о растительности болот других стран Центральной или Западной Европы упоминаний об этих видах нет.

Заключение

На территории Северо-Запада Европейской России проходит ряд важных ботанико-географических рубежей, в частности восточная граница ареала союза Caricion davallianae, объединяющего растительность евтрофных болот Центральной Европы. Наряду с 3 распространенными на основной части его ареала ассоциациями, здесь отмечена еще одна новая, характерная для его восточной части и имеющая переходный характер. Далее на восток растительность евтрофных болот имеет существенно иной видовой состав и следует быть отнесенной к иному союзу Bistorto–Caricion diandrae, входящему в состав порядка Sphagno warnstorfiani–Tomentypnietalia, объединяющего растительность евтрофных болот Северной Европы. В составе этого союза выделены 3 ассоциации, 2 из которых впервые. Ассоциации мезоевтрофных болот — Caricetum appropinquatae и Caricetum diandrae имеют на территории таежной зоны Европейской России широкое распространение; их ареал выходит далеко за ее пределы. В их составе выделен ряд субассоциаций, вариантов и географических викариантов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богдановская-Гиенэф И. Д. Ключевые болота Кингисеппского уезда Ленинградской губернии // Журн. Рус. Бот. общ-ва. 1927. Т. 2. № 3—4. С. 323—346.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР. М., 1992. Т. 1—2. С. 1—127.

Кизене Б. П. Ключевые болота речных долинок Литовской ССР // Растительный покров водно-болотных угодий приморской Прибалтики. Таллин, 1986. С. 77—86.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. 1940. Т. 2. С. 5—412.

Самбук Ф. В. Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины реки Облы // Тр. Ботанического музея. Л., 1930. Т. 22. С. 277—310.

Черепанов С. К. Сосу́дистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Balatova-Tulackova E. Zur phytozenologischen Bewertung der Feuchtwiesen mit *Cirsium palustre* in Nordwestböhmen // Follia Geobot. Phytotax. Praha. 1974. Bd 9. S. 153—166.

Duvigneaud P. Classification phytosociologique des tourbieres de l'Europe // Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique. 1949. Vol. 81. P. 58—129.

Dierssen K. Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas. Geneve, 1982. 382 S.

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. Warszawa, 1984. 298 s.

Oberdorfer E. Süddeutsche Pflanzengesellschaften // Pflanzensoziologie. 1977. Bd 10. 565 S.

Ruuhijarvi R. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. Helsinki, 1960. 360 S.

Rybnicek K, Balatova-Tulackova E, Neuhäusl R. Prehled rostlinnych spolecenstev raselinist a mokradnich luk Ceskoslovenska. Praha, 1984. 123 S.

Steiner G. M. Österreichischer Moorschutzkatalog. Wien, 1992. Bd 1. 509 S.

SUMMARY

The paper contains a review of the syntaxonomic composition of vegetation of open grass and grass-moss eutrophic (rich) fens of the taiga zone of the European Russia. Discussed there are the associations of Caricion davallianae alliance, which reaches Russia by margin of its range, and vegetation which does not occur in the Central Europe. The latter is included in the new alliance Bistorto–Caricion diandrae. The communities formed by *Carex diandra* and *C. appropinquata* are very different in their floristic composition and the ecological properties of ecotopes. They are assigned not only to different associations, but to different alliances. A brief characteristics of the syntaxa discussed is given.

УДК 581.526.425 (470.24) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© Н. С. Ликсакова

МЕЛКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА ЧУДОВСКОГО РАЙОНА НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

N. S. LIKSAKOVA. THE BOREAL DECIDUOUS FORESTS OF CHUDOVO DISTRICT OF NOVGOROD REGION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 30.12.2003

Дана подробная характеристика мелколиственных лесов Чудовского р-на. Их классификация проведена с учетом влияния современной поймы р. Волхова и геоморфологических особенностей территории района послеледниковой эпохи. Выделено 8 ассоциаций осинников, 9 — березняков и 6 — сероольшатников. У осинников наиболее четко прослеживается распределение ассоциаций по геоморфологическим районам. Среди них можно выделить фитоценозы, динамически связанные с пойменными дубравами и ельниками. Среди березняков дернистоосоковая ассоциация является коренной для наиболее пониженной части Волховской поймы. Дана характеристика мелколиственных лесов с точки зрения их природоохранной ценности.

Ключевые слова: мелколиственные леса, растительность Северо-Запада России, пойменная растительность, осинники, березняки, сероольшатники, Новгородская обл.

Чудовский р-н расположен в подзоне южной тайги, для которой климаксовым сообществом считается ельник кисличный. По геоморфологическому строению на исследованной территории можно выделить 3 района: 1) пойма р. Волхова, заливаемая весенними половодьями. Она представляет собой по большей части заболоченную низину, местами пересекаемую древнеаллювиальными грядами и флювиогляциальными возвышенностями. На территорию Чудовского р-на приходится расширенная часть поймы р. Волхова, так называемая Большая пойма, ширина которой доходит до 18 км; 2) территория бывшего послеледникового Грузинского оз. — пониженная равнина, покрытая суглинками, подстилаемыми ленточными глинами; 3) район холмистого рельефа, сложенный озерными песками прибрежного и мелководного происхождения (Соколов, 1926).

В пойме р. Волхов коренными являются ландышевые дубравы на грядах (Ликсакова, 2003) и заболоченные березовые и черноольховые леса по понижениям. В районе суглинистых отложений Грузинского оз. коренными, вероятно, можно считать ельники-кисличники с примесью неморального разнотравья. По песчаным отложениям в настоящее время распространены сосновые леса. Однако, вследствие давнего и интенсивного использования территории в хозяйственной деятельности человеком, коренные леса сохранились лишь на небольших участках, бо́льшая же часть территории покрыта мелколиственными лесами — осинниками, березняками и сероольшатниками. Геоморфологическое строение района имеет значительное влияние на распределение их ассоциаций.

Осинники

Описания внепойменных осинников хорошо укладываются в ассоциации, выделенные для осинников Северо-Запада Т. В. Бибиковой (1998), и в циклы ассоциаций мелколиственных лесов В. И. Василевича (2000). Кроме того, в исследуемом районе выделены ассоциации осиновых лесов, связанные с условиями поемности (табл. 1).

Осинники черничные — Myrtillo–Tremuletum. Изредка встречаются в тех частях района, которые покрыты озерными песками, а также по окраинам сфагновых болот на суглинках. Для них характерно присутствие ели во втором ярусе древостоя или в подросте, часто в большом обилии, так что издали сообщество иногда выглядит как ельник. В травостое обильны *Vaccinium myrtillus*,[1] *V. vitis-idaea*, встречаются *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*. Из мхов наиболее обычны *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Sphagnum girgensohnii*. Местами они образуют сплошной покров, но чаще присутствуют в небольшом количестве в виде пятен по понижениям рельефа. Осинники этой ассоциации являются производными от еловых лесов и часто представляют собой довольно продвинутую стадию их восстановления.

Осинники кисличные — Oxalido–Tremuletum. Распространены по всей территории, кроме поймы Волхова. Они также характеризуются постоянным присутствием ели, в то время как дуб встречается в виде всходов и является, скорее всего, случайным заносом, так как более взрослых его экземпляров найдено не было. В подлеске характерна рябина. В травяном покрове доминирует *Oxalis acetosella*, вместе с ней постоянно встречаются *Maianthemum bifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *Solidago virgaurea*, *Luzula pilosa*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*. Из мхов наиболее постоянны *Plagiomnium cuspidatum* и *Pleurozium schreberi*, как правило, не достигающие большого обилия.

---

[1] Названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по аннотированному списку Л. Е. Курбатовой и др. (1999).

ТАБЛИЦА 1

Ассоциации осинников

Ассоциации	Осинник													
	черничный		кисличный		неморальнотравный		костяничный		ландышевый		сероватовейниковый		таволговый	
Число описаний	5		9		15		6		7		11		7	
Сомкнутость крон	0.7		0.76		0.64		0.67		0.83		0.68		0.78	
Древостой														
I ярус														
Populus tremula	V	9	V	7.3	V	8.1	V	8.5	V	8.7	V	9.5	V	9.3
Alnus incana			I	0.2	I	0.3					I			
Betula pubescens	I		III	1.3	II	1.0	IV	0.9	I	0.6	II	0.5	II	0.4
Picea abies	III	0.3	II	0.3	II	0.5	II	0.7	I	0.1	I		II	0.3
Pinus sylvestris	I	0.7	I		I									
Ulmus glabra					I									
II ярус														
Picea abies			III	12	I	3	III	9			I	1		
Betula alba	I		I	2	I						I	2		
Tilia cordata					II	4								
Ulmus glabra					I	4								
Quercus robur									I	0.6				
Подрост														
Acer platanoides	I		II	2	III	5	I				I		I	1
Alnus glutinosa											I	1		
A. incana					I		III	1	II		II		I	1
Betula pubescens			II	2	I		II	1	IV		III	3	III	1
Padus avium	I		II		IV	3	III		I		II		IV	1
Picea abies	V	7	V	8	III	1	V	16	I	1	IV	2	III	2
Populus tremula			I						I		II		I	3
Quercus robur			II		I		IV		V	5	III	1	III	
Salix myrsinifolia					I									
Sorbus aucuparia	IV		V	1	III	3	IV	2	III	1	IV	2	III	
Tilia cordata			I	1	II	5	I	1			I			
Ulmus laevis											I			
U. glabra					I	1					I		III	1
Подлесок														
Corylus avellana	I				I	1								
Daphne mezereum					I						I			
Frangula alnus	II		II		II		II		V	8	III	1	III	3
Juniperus communis	I													
Lonicera xylosteum			II		III	2	III	1	I		II		II	1
Ribes alpinum					I									
R. nigrum			I		II		I		I		I		III	1
R. rubrum											I			
Rosa majalis					I				III	1	I		III	3
Rubus idaeus	I		I		III	1	II		I	1	II	1	II	3
R. nessensis			I											
Salix caprea											I			
S. phylicifolia													I	1
S. cinerea	I													
Viburnum opulus					I		I		IV	1	II		III	1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ассоциации	Осинник						
	черничный	кисличный	неморально-травный	костяничный	ландышевый	серовато-вейниковый	таволговый
Число описаний	5	9	15	6	7	11	7
Сомкнутость крон	0.7	0.76	0.64	0.67	0.83	0.68	0.78
Травяно-кустарничковый ярус							
Общие виды							
Dryopteris carthusiana	III	V 1	IV	V	III	V 1	III
Maianthemum bifolium	IV	V 1	II	V	IV	V	II
Trientalis europaea	IV	IV 1	II	III	I	IV	I
Deschampsia cespitosa	III	III	II 1	III	I	III 1	III
Дифференцирующие виды							
Vaccinium myrtillus	V 6	III	I	I		I	
V. vitis-idaea	V 1	III	I	II			
Luzula pilosa	IV	IV	I	IV	I	II	I
Orthilia secunda	II	II		I			
Oxalis acetosella	I	V 19	IV 1	III 2		III 1	II 1
Equisetum sylvaticum		V	III 1	IV	III	IV 1	III
Solidago virgaurea	III 1	V	II	V		IV	II
Aegopodium podagraria		II 1	V 13	IV 3		II 2	III 2
Asarum europaeum		II 1	IV 2	I		I	II 1
Stellaria nemorum		II	IV 6			I	II
Milium effusum		III	IV 2	III		II 1	III 4
Paris quadrifolia		III	IV	II	I	II	II
Galeobdolon luteum		I 2	III 5	II 1			II 1
Melica nutans	I	I 1	III	II 2		I	
Carex digitata			II				
Ranunculus cassubicus		I	II	I		I	II
Lathyrus vernus		II	III	IV 1		II	
Pulmonaria obscura		II 1	III 2	IV 2		I	I
Calamagrostis arundinacea	II	I 1	I	V 11		II	
Stellaria holostea		III 1	V 4	V 4		III 2	II
Fragaria vesca		III	II	III 1		II	II 1
Convallaria majalis		II	II 1	V 7	V 46	II 1	I
Rubus saxatilis	I	IV 3	II 1	V 12	V 7	IV 2	II 3
Carex cespitosa	I				IV 1	I	II
Galium physocarpum					IV		I
Calamagrostis canescens	I	I	II 2		V 4	V 38	V 4
Lysimachia vulgaris		II	I		III	V 1	III
Thyselium palustre						III	I
Epilobium palustre						II	
Filipendula ulmaria		II 1	III 2	I 1	III 3	III 1	V 31
Impatiens noli-tangere		I	III	I		II	IV 6
Athyrium filix-femina		II	II		III	I	III
Urtica dioica			III 5		I		III 11
Carex elongata			I		I	I	III
Festuca gigantea			I 1				III 1
Geum rivale		I	I	I		I	II 4
Poa nemoralis		I	II			I	III

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ассоциации	Осинник						
	черничный	кисличный	неморальнотравный	костяничный	ландышевый	серовато-вейниковый	таволговый
Число описаний	5	9	15	6	7	11	7
Сомкнутость крон	0.7	0.76	0.64	0.67	0.83	0.68	0.78
Прочие виды							
Aconitum septentrionale			I 1				
Actaea spicata			I	I			I
Adoxa moschatellina	I	I	I	I			II
Agrostis gigantea		I	I				
A. stolonifera			I			I	
A. tenuis						I	
Anemonoides nemorosa	I	III	III	I		I	II
A. ranunculoides				I			
Angelica sylvestris		III	III			III 2	III
Anthriscus sylvestris			I			I	
Arctium tomentosum			I				
Avenella flexuosa	I	II					
Botrychium multifidum			I				
Bromopsis inermis			I				
Calamagrostis phragmitoides	I	III 1	II 2			III	I
Carex brunnescens					I		
C. diandra				I		I	
C. hirta						I	
C. loliacea							I
C. pallescens						I	
C. panicea						I	
C. vaginata						I	
Chaerophyllum aromaticum			I				
Chamaenerion angustifolium						I	
Chrysosplenium alternifolium			I			I	I
Circaea alpina		I	II			I	
Cirsium heterophyllum		II	I	II 1		I	II 2
C. oleraceum			I			I	I
C. palustre						I	I
Coccyganthe flos-cuculi						II	I
Comarum palustre						I	
Corallorhiza trifida	I		I				
Crepis paludosa		I	I				I 2
Dactylis glomerata			I				
Dactylorhiza maculata						I	
Dryopteris expansa				I			
D. filix-mas			I			I	
Elymus caninus		I	I				I
Epilobium montanum			I				
Equisetum pratense	I		I			I	II
Ficaria verna							I
Fragaria moschata			I	I			
Galeopsis bifida			I			I	
Galium boreale							I
G. odoratum			I				

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ассоциации	Осинник						
	черничный	кисличный	неморальнотравный	костяничный	ландышевый	сероватовейниковый	таволговый
Число описаний	5	9	15	6	7	11	7
Сомкнутость крон	0.7	0.76	0.64	0.67	0.83	0.68	0.78
G. palustre		III	I		III	III	II
G. uliginosum						I	I
Gentiana pneumonanthe						I	
Geranium palustre			I	I			I
Geum urbanum		I	II 1	II		II 1	I
Glechoma hederacea		I	I 1				II 6
Glyceria lithuanica						I	
Gymnocarpium dryopteris		II	I			I	
Hieracium pervagum					I		
H. umbellatum			I			I	I
Huperzia selago	I						
Hypericum maculatum			I				
Iris pseudacorus			I		I	I	
Juncus conglomeratus	I						
J. effusus						I	
Kadenia dubia						I	I
Knautia arvensis						I	
Lathyrus pratensis			I			I	
Lycopus europaeus						II	I
Lysimachia nummularia			I 1		I	II 2	II
Matteuccia struthiopteris			I				
Melampyrum nemorosum			I			I	
M. pratense	II	II	I			I	II
M. sylvaticum		I	I	I		II	
Moehringia lateriflora							I
M. trinervia						I	I 1
Molinia caerulea		I			II 1		
Phragmites australis					III	I 2	
Plantago major			I				
Platanthera bifolia							I
Poa pratensis							I
Potentilla erecta	I					I	I
Prunella vulgaris			I			I	
Ptarmica cartilaginea					I		I
Pteridium aquilium			I				
Pyrola rotundifolia	I	I	I	I			
Ranunculus auricomus						I	
R. fallax			I			I	II
R. repens		II	I	I		II 1	I
Rumex crispus							I
Scirpus sylvaticus						I	
Scutellaria galericulata					III	II	I
Solanum dulcamara						I	I
Stachys officinalis			I				
S. sylvatica			I				
S. wolgensis							I

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ассоциации	Осинник						
	черничный	кисличный	неморально-травный	костяничный	ландышевый	серовато-вейниковый	таволговый
Число описаний	5	9	15	6	7	11	7
Сомкнутость крон	0.7	0.76	0.64	0.67	0.83	0.68	0.78
Stellaria longifolia						II	II
S. media						I	I
Symphytum officinale						I	I
Taraxacum officinale			I				
Thalictrum flavum					I		
Thelypteris palustris			I				
Trollius europaeus		I	I	II		I	
Vaccnium uliginosum					I		
Valeriana officinalis						I	II
Veronica chamaedrys			I	I		I	II
V. longifolia		I			I		II
V. officinalis						I	
Vicia cracca		I		I		I	
V. sepium			I			I	I
V. sylvatica		I	I	I		I	
Viola canina			I	II		I	
V. epipsila				I			
V. mirabilis			II	I			
V. palustris						I	
V. riviniana		I	I			I	
Мхи							
Pleurozium schreberi	V 3	IV	I	II	I	IV	
Brachythecium sp.		III	I	II	I	I	I
Calliergon giganteum		I		I		I	
Climacium dendroides		III 1	I	I 1		II	III
Dicranum scoparium	III	III		II	I		
Hylocomium splendens	III	II	I			I	
Plagiomnium cuspidatum	I	IV 2	I	III 1		IV	II 1
P. medium	I			I			
Polytrichum commune	II 1						
P. juniperinum		I					
Rhodobryum roseum		I	I	I			
Sphagnum fallax	I						
S. girgensohnii	III 12	II				I 2	
S. magellanicum	I						
S. nemoreum	I						
S. centrale	I						
S. squarrosum						II 1	
Thuidium abietinum	I		I	I		I	

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3 римскими цифрами указаны баллы встречаемости видов, арабскими — среднее проективное покрытие.

Осинники неморальнотравные — Nemoriherboso–Tremuletum. Наиболее распространенная ассоциация внепойменных осинников, встречающаяся в основном на территории бывшего Грузинского оз. В древостое местами примешиваются береза и ель, в подлеске часто встречаются черемуха, рябина, клен, липа, жимолость, крушина, малина. В травяном покрове чаще всего доминируют *Aegopodium podagraria* и *Stellaria nemorum*, в отдельных сообществах — *Pulmonaria obscura* и *Aconitum septentrionale*. Наиболее высоким постоянством обладают *Aegopodium podagraria*, *Milium effusum*, *Stellaria holostea*, *Paris quadrifolia*, *Urtica dioica*, *Asarum europaeum*. Мхи заметной роли не играют.

Осинники костяничные — Rubo saxatilis–Tremuletum. Встречаются на покрытых суглинистым аллювием частях района. В древостое часто примешивается береза, всегда есть подрост ели, иногда весьма обильный, и единичные всходы дуба. В подлеске встречаются *Lonicera xylosteum* и *Frangula alnus*. В травяном покрове доминируют *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea* и *Convallaria majalis*. Наша ассоциация близка к асс. Calamagrostio arundinaceae–Tremuletum, выделенной Т. В. Бибиковой (1998) и В. И. Василевичем (2000). Однако в ней не встречен *Pteridium aquilinum*, а *Calamagrostis arundinacea* не всегда играет заметную роль, хотя и является постоянным видом. Костяника же в отличие от других характерных видов этой серии в нашей ассоциации присутствует наиболее постоянно и обильно. Кроме перечисленных видов характерны также *Stellaria holostea*, *Solidago virgaurea* и *Lathyris vernus*. Моховой покров не играет значительной роли, в нем встречаются *Plagiomnium cuspidatum*, *Dicranum scoparium*, *Clemacium dendroides* и др. В. С. Ипатов (1960а) в типе Populus tremula–Calamagrostis arundinacea выделяет асс. Populus tremula–Calamagrostis arundinacea–Rubus saxatilis, которая в отличие от других ассоциаций данного типа характерна для местообитаний, где отмечается некоторое переувлажнение нижних горизонтов почвы весной и ранним летом и наблюдается слабое оглеение. Наша ассоциация распространена на территории со сходными условиями.

Осинники ландышевые — Convallario–Tremuletum. Встречаются исключительно в пойме р. Волхов по грядам и возвышенным плато. Сукцессионно осинники ландышевые связаны с дубравами — в них присутствует дуб в древостое или в подросте, или же хотя бы в виде единичных всходов, в то время как ель практически никогда не встречается (в одном случае подрост ее присутствовал в фитоценозе, расположенном на границе поймы). В подлеске всюду встречается *Frangula alnus*, часто присутствуют *Rosa majalis* и *Viburnum opulus*. В травяном покрове обилен ландыш, постоянно встречаются *Calamagrostis canescens* и *Rusub saxatilis*, характерны также *Carex cespitosa* и *Galium physocarpum*.

Осинник дернистоосоковый — Cariceto cespitosae–Tremuletum. Распространен, как и осинник ландышевый, только в пойме р. Волхов, по склонам гряд и пониженным участкам среди них, но встречается реже. В древостое местами примешивается береза, в подросте более или менее обилен дуб. В травостое доминирует *Carex cespitosa*, постоянно присутствуют *Calamagrostis canescens*, *Galium physocarpum*, встречаются *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Scutellaria galericulata* и *Stachys wolgensis*. Из-за небольшого количества выполненных нами описаний в табл. 1 эта ассоциация не представлена.

Осинники сероватовейниковые — Calamagrostio canescentis–Tremuletum. Широко распространены и занимают обширные площади в пойме р. Волхов и вне ее на территории, подстилаемой ленточными глинами. К древостою осины часто примешивается береза. Ель и береза в виде подроста встречаются во внепойменных условиях, а в пойме р. Волхов характерно присутствие дуба. В подлеске обычны рябина и крушина. В травостое доминирует *Calamagrostis canescens*, наиболее часто встречаются *Dryopteris carthusiana*, *Deschampsia cespitosa*, *Maianthemum bifolium*, *Lysimachia vulgaris*, *Thyselium palustre*, *Equisetum sylvaticum.* Во внепойменных сообществах по повышениям у стволов часто встречается кислица. Местами обильны мхи — *Sphagnum girgensohnii*, *S. squarrosum*, не редки *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi.* Тип Осинник вейниково-ланцетный описан В. С. Ипатовым (1960а) для всего Северо-Запада России. Он отмечает, что данный тип леса развивается на участках с высоким стоянием грунтовых вод при отсутствии дренажа, что справедливо и для нашего района.

Осинники таволговые — Filipendulo–Tremuletum. Встречаются изредка во всех частях района. В подросте вне поймы р. Волхов встречается ель, а в пойме — дуб, в подлеске обычны черемуха и рябина. В травяном покрове наиболее обильны и часто встречаются *Filipendula ulmaria*, *Impatiens nolitangere*, *Urtica dioica*, *Calamagrostis canescens*, *Carex elongata*, *Geum rivale.* Для пойменных сообществ также характерно присутствие *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Veronica longifolia*, а для сообществ, расположенных в остальных частях района — *Milium effusum* и *Aegopodium podagraria.* В работе В. С. Ипатова (1960а) осинники таволговые приводятся для местообитаний, по водному режиму сходных с таковыми для осинников вейниково-ланцетных, но характеризующихся более богатыми почвами.

Изредка в нашем районе исследования встречается также осинник будровый (с *Glechoma hederacea*), но из-за небольшого количества описаний он здесь не приводится.

Осинники ландышевый и дернистоосоковый характерны только для поймы р. Волхов. В них отсутствуют многие виды, не выносящие длительного затопления, которые широко распространены в остальных частях района — *Aegopodium podagraria*, *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea*, *Galeobdolon luteum* и др. С другой стороны, здесь встречаются пойменные виды, характерные в основном для пойм крупных рек (Цвелёв, 2000): *Stachys wolgensis*, *Symphytum officinale*, *Galium physocarpum.* Главной же особенностью этих осинников является то, что они никак не связаны с еловыми лесами.

Сероватовейниковые и таволговые осинники также встречаются в пойме р. Волхов. Здесь они по флористическому составу сходны с ландышевыми и дернистоосоковыми ассоциациями. С внепойменными сообществами тех же ассоциаций они объединяются в основном по доминирующим и некоторым дифференцирующим видам, приведенным в работе Т. В. Бибиковой (1998). Таким образом, эти ассоциации объединяют как внепойменные фитоценозы, характеризующие осинники, производные от еловых лесов, так и пойменные, чаще связанные с дубравами. Разделение производных лесов на основании пород, доминирующих в коренных ценозах, применялось для березняков центральной части южной тайги Ю. Д. Абатуровым с соавторами (1982). В их работе приводятся березняки, производные от еловых, елово-сосновых и сосновых лесов. В нашем районе более целесообразно разделять фитоценозы мелколиственных лесов, производные от ельников и от дубняков.

Однако не всегда присутствие осинников в пойме означает, что здесь до воздействия человека непременно были дубравы. Так, мы неоднократно наблюдали активное возобновление осины под пологом дубов, часто при этом усыхающих, при почти полном отсутствии возобновления дуба, а также достаточно старые ландышевые осинники, травостой которых характерен и для ландышевых дубрав, но подрост дуба был единичный и угнетенный. Это наводит на мысль о равноправном сосуществовании осинников с дубравами в условиях поймы, т. е. о наличии в ней коренных осинников. О формировании коренных осинников на богатых почвах плоских мест, затопляемых на продолжительное время вешними водами, в средней части Русской равнины пишет С. Ф. Курнаев (1968). Возможно также, что осиновые леса являются стадией естественных длительных динамических процессов, происходящих в пойме, или связаны с определенными условиями в некоторых ее частях, неблагоприятными для дубрав. С другой стороны, длительное существование пойменных осинников может быть связано и со свойством осины образовывать клоны и препятствовать внедрению других древесных пород (Ниценко, 1972). Правда, это не объясняет смены осиной дуба.

Общими для всех ассоциаций осинников, кроме дернистоосоковых, являются *Dryopteris carthusiana*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Deschampsia cespitosa*.

Березняки

В описаниях березняков не столь четко выражены фитоценозы, являющиеся производными дубовых лесов (табл. 2). Это связано с тем, что березняки, характерные для поймы, достаточно четко разделяются с дубравами экотопически. Так, асс. Callo–Betuletum занимает практически исключительно заболоченные низины

ТАБЛИЦА 2

Ассоциации березняков

Ассоциации	Березняк							
	черничный	кисличный	лесновейниковый	тростниковейниковый	луготравный	сероватовейниковый	таволговый	дернистоосоковый
Число описаний	6	5	5	5	6	8	7	4
Сомкнутость	0.64	0.72	0.7	0.56	0.7	0.71	0.77	0.8
Древостой								
I ярус								
Betula pubescens	V 9.2	V 9.2	V 9	V 8.8	V 9.5	V 9.3	V 8.3	V 9
Alnus glutinosa						II 0.5	I 0.3	III 1
Pinus sylvestris	I 0.3		I 0.2				I 0.6	II
Populus tremula	I 0.3	I 0.5	I	II 0.2	I	II 0.3	II 0.4	
Quercus robur				I 0.8		II	I	
Picea abies	I 0.2	IV 0.4	II 0.8			I	I	
Alnus incana				I 0.2	II 0.5	I	II 0.4	
Ulmus glabra							I	
II ярус								
Picea abies	II 5		I					
Подрост								
Acer platanoides		I 1					II	
Alnus glutinosa						II		III
A. incana			II 1	III	III 2	II 1		
Betula pubescens	III	I	III	III	III 1	V 1	II	II
Padus avium		III	I 1	I	II 2	II	IV	
Picea abies	IV 9	V 12	IV 4	III	III 2		III	
Pinus sylvestris								II
Populus tremula	II			I				

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ассоциации	Березняк							
	черничный	кисличный	лесновейниковый	тростниковейниковый	луговотравный	сероватовейниковый	таволговый	дерностоосоковый
Число описаний	6	5	5	5	6	8	7	4
Сомкнутость	0.64	0.72	0.7	0.56	0.7	0.71	0.77	0.8
Quercus robur	II		II	I	II	III	III	III
Salix cinerea				I				
Sorbus aucuparia	IV 2	V 1	IV 3	II	V 4	III 4	IV 1	
Ulmus glabra		I			I		III 3	
Подлесок								
Corylus avellana			II 2					
Daphne mezereum		I					I	
Frangula alnus	V 1	I	III 1	III	III	V 4	III 3	IV 5
Juniperus communis	I					I		
Lonicera xylosteum		I	I	I	II		III	
Rhamnus cathartica				II 1				
Ribes nigrum			II	I	III 1	I	III 1	
Rosa majalis			I	II	III	I 1		
Rubus idaeus			I 1	II	III 1	II 1	III 1	
Salix cinerea			II	II		II	I	IV 5
Viburnum opulus		I	I	I		II	II	II
Salix caprea						II		
Malus sylvestris				I				
Травяно-кустарничковый ярус								
Общие виды								
Dryopteris carthusiana	III	IV	III	IV	V 1	IV 2	III	II
Trientalis europaea	V	V	V	III	I	III	III	
Maianthemum bifolium	III	IV	V 1	II	II	III	IV	
Luzula pilosa	II	IV	III	II	IV	II	I	
Дифференцирующие виды								
Vaccinium myrtillus	V 15	I	IV 2	II	II	II 1		
Melampyrum pratense	V 1	II	IV 2	II	III 1	II	I	
Vaccinium vitis-idaea	IV 3	II	III	I	I	II		
Avenella flexuosa	III 4		I 1	I 1	I 1			
Molinia caerulea	II 12			I	II 2		I	
Lycopodium annotinum	II							
Oxalis acetosella		V 32	IV 3		II	II 1	II	
Solidago virgaurea		V	III 1	I	III	II	II	
Anemonoides nemorosa		IV	II	II	II		II	
Stellaria holostea		III	I 1	I	I 1	I	II 1	
Galeobdolon luteum		II 5	I 1	I		I	I 1	
Melica nutans		II 4	I		I 2			
Pyrola rotundifolia		II		I	I		I	
Viola mirabilis		III	I					
Calamagrostis arundinacea		III 4	V 9	II	II 1		I	
Convallaria majalis			IV 9	II 1	II	I	II	
Pteridium aquilinum	I		III 9					
Fragaria vesca		IV 1	IV 1	II 1	II	I	I	
Hieracium umbellatum		I	III	II	II			

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ассоциации	Березняк							
	черничный	кисличный	лесновейниковый	тростниковейниковый	луготравный	сероватовейниковый	таволговый	дернистоосоковый
Число описаний	6	5	5	5	6	8	7	4
Сомкнутость	0.64	0.72	0.7	0.56	0.7	0.71	0.77	0.8
Melampyrum sylvaticum			III	I				
Calamagrostis phragmitoides	II 1		III 1	V 27	IV 2	II 2	I 1	
Potentilla erecta			I	V 1	II	I		
Angelica sylvestris		III	II	IV 1	IV	II		
Carex pallescens		I	I	III	II 1	I		
Melampyrum nemorosum				II 11			I	
Agrostis tenuis			I 1	II 1				
Deschampsia cespitosa		I	II 1	III 1	V 15	II 1	III 2	
Rubus saxatilis		IV 4	III 2	IV 8	V 3	II 3	III 4	
Agrostis gigantea			I	III 1	IV 1	I	II	
Veronica chamaedrys			II	III	III 2	II	I	
Glechoma hederacea			I		III 6		II 1	
Coccyganthe flos-cuculi				I	III		II	
Galium boreale			I	II	III			
Ranunculus auricomus				I	IV	I		
Valeriana officinalis					IV			
Prunella vulgaris					II	I		
Hypericum maculatum					II			
Thalictrum lucidum					II			
Campanula patula					II			
Calamagrostis epigeios			I		I 5			
C. canescens	I 1	I	II 1	III 3	I	V 25	IV 5	V 3
Lysimachia vulgaris			II	II	II	IV	III	II
Carex vesicaria						II 13	I	II 1
Phalaroides arundinacea						I 5		
Filipendula ulmaria			I		I 1	II 1	V 23	III
Galium palustre			II	I	III	IV	V 1	IV 2
Athyrium filix-femina		I	II	I	I	I	IV 6	
Equisetum sylvaticum	I	III 1	III	III	III 1	IV 1	IV 6	
Ranunculus repens					I		IV 2	
Carex elongata	I		I		II	I	III 1	
Urtica dioica		II			II 4	I	III 1	
Milium effusum		II		I	I 1		III 2	
Ranunculus cassubicus		I				I	III 1	
Geum rivale						I	III 4	
Viola palustris		I	I				III	
Stellaria nemorum		I	I	I	I	I	II 1	
Carex cespitosa					I 1	II 3	II 2	V 17
Iris pseudacorus						II	II	V 2
Thelypteris palustris						I		IV 13
Comarum palustre						II		IV 5
Menyanthes trifoliata						I		III 16
Calla palustris								III 1
Equisetum fluviatile						I		III
Thyselium palustre			I	I	II	II	I	III
Scutellaria galericulata			I	I		II	III	III

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ассоциации	Березняк							
	черничный	кисличный	лесновейниковый	тростниковейниковый	луговотравный	сероватовейниковый	таволговый	дерностоосоковый
Число описаний	6	5	5	5	6	8	7	4
Сомкнутость	0.64	0.72	0.7	0.56	0.7	0.71	0.77	0.8
Naumburgia thyrsiflora						I		II
Прочие виды								
Achillea millefolium			I					
Aegopodium podagraria		I		I	I 2		II 1	
Agrostis stolonifera						I		
Alopecurus pratensis					I			
Anthoxanthum odoratum				I			II	
Anthriscus sylvestris							I	
Asarum europaeum		I	I				II 2	
Campanula glomerata				I				
Carex brunnescens							I	
C. cinerea						I		
C. diandra					II			
C. digitata			I					
C. ericetorum			I					
C. globularis							I	
C. hartmanii							I	
C. panicea						I	I	
C. riparia								II
C. rostrata						I		
C. vaginata			I		II			
C. vulpina					I			
Centaurea phrygia				I				
Chrysosplenium alternifolium							I	
Cicuta virosa						I		
Cirsium heterophyllum				I			I	
C. oleraceum							I	
C. palustre					I	I		
Clinopodium vulgare		I						
Crepis paludosa		I		I				
Dryopteris cristata						I	I	
D. expansa		I						
Elymus caninus							I	
Epilobium palustre							I	
Equisetum palustre						I		
E. pratense			I		II	II	I	II
Festuca gigantea							II	
F. ovina				I				
F. pratensis				I				
Galeopsis speciosa					I			
Galium physocarpum				I		I		II
G. uliginosum				I	I	I		
Geranium palustre		I		I		I	I	
Geum urbanum		I	I		II 1		I	
Gymnocarpium dryopteris		I	I		I	I		
Hieracium pervagum				I				

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ассоциации	Березняк							
	черничный	кисличный	лесновейниковый	тростниковейниковый	луговотравный	сероватовейниковый	таволговый	дерниcтоосоковый
Число описаний	6	5	5	5	6	8	7	4
Сомкнутость	0.64	0.72	0.7	0.56	0.7	0.71	0.77	0.8
H. pilosella			I					
Humulus lupulus							I	
Huperzia selago								II
Impatiens noli-tangere					II 1	I	II 1	
Juncus effusus					I			
Kadenia dubia				I	I			
Lathyrus pratensis					I			
L. vernus			I					
Leucanthemum vulgare				I	I			
Luzula multiflora					I			
L. pallescens				I				
Lycopus europaeus						I	I	
Lysimachia nummularia				I	I 1		II	
Matteuccia struthiopteris							I 2	
Moehringia trinervia			I	I	I	I	I	
Orthilia secunda	II		II	I	I		II	
Oxycoccus palustris								II
Paris quadrifolia		II	I		I		III	
Phegopteris connectilis		I						
Phragmites australis						II	I 3	II 1
Platanthera bifolia				I	I			
Poa angustifolia			II					
P. nemoralis		II						
Pulmonaria obscura		I			I		I	
Pyrola minor			I	I	I 1			
Ranunculus acris				I				
Rumex acetosella			I	I				
R. thyrsiflorus			I					
Scrophularia nodosa				I				
Solanum dulcamara						I	II	
Stachys palustris							I	
S. sylvatica					I			
Stellaria graminea				II				
S. longifolia						I	I 1	
S. media						I		
S. palustris							I 1	
Succisa pratensis			I		I			
Symphytum officinale					I			
Taraxacum officinale			I					
Trifolium medium				I	I			
Trollius europaeus		I			I			
Veronica longifolia					I			
Vicia cracca			I	II	I		I	
V. sepium		I	I	II			II	
Viola canina			II	III	II	I		
V. epipsila			I	I				
V. montana			I					

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ассоциации	Березняк							
	черничный	кисличный	лесновейниковый	тростниковейниковый	луговотравный	сероватовейниковый	таволговый	дерностоосоковый
Число описаний	6	5	5	5	6	8	7	4
Сомкнутость	0.64	0.72	0.7	0.56	0.7	0.71	0.77	0.8
Мхи								
Дифференцирующие виды								
Pleurozium schreberi	IV 1	I	IV	II	III 1	III	III	
Climacium dendroides				I		IV 1	III 2	IV 2
Sphagnum girgensohnii	IV 26		I	I	I	II 5		V 24
Прочие виды								
Brachythecium sp.			II	I	II		II	
Calliergon cordifolium	I							
C. giganteum					I	I		
Dicranum polysetum					I			
D. scoparium	II	II		I	II	II		II
Hylocomium splendens	I		I			I		
Plagiomnium cuspidatum		II 2	II	I	II	I 1	II 3	
P. elatum					I			
P. ellipticum					I			
Polytrichum commune	III 1							
P. juniperinum								II
Sphagnum angustifolium								II
S. fimbriatum						I 3		
S. magellanicum								II 1
S. squarrosum			I		I	III 4	I 1	II 8
Thuidium abietinum			II					

между грядами, на которых распространены дубравы; остальные же ассоциации представлены вне поймы и в той или иной степени динамически связаны с еловыми лесами. С дубовыми лесами березняки связаны только через луговотравную ассоциацию, т. е. через довольно сильно нарушенные фитоценозы. При выделении ассоциаций мы старались придерживаться классификации березовых лесов Северо-Запада Европейской России, предложенной В. И. Василевичем (1996, 1997).

Березняк черничный — Myrtillo–Betuletum. Средняя сомкнутость древостоя 0.75. В древостое примешиваются ель, реже — сосна. В подлеске обычны *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*, встречается *Juniperus communis*. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus*, постоянно встречаются *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea*, *Avenella flexuosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Molinia caerulea*. Сюда же нами отнесен березняк с доминированием *Molinia caerulea*, обладающий сходным флористическим составом. Молиния в подобных сообществах доминирует по нарушенным участкам (часто вдоль троп) и при разреженном древостое. В нашем описании в отличие от участков с доминированием черники сомкнутость древостоя 0.4. В сплошном моховом ярусе представлены *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Sphagnum girgensohnii*, *Polytrichum commune* и *Hylocomium splendens*. А. А. Ниценко (1972) отмечает долгомошно-молиниевые березняки, возникающие при некотором нарушении мохового покрова и относящиеся к березнякам оксилофильной группы, куда он также отнес долгомошно-черничные березняки. Березняки данной ассоциации у нас встречаются в области распространения чернично-зеленомошных сосняков, в которых обычным компонентом травяно-кустарничкового яруса является молиния.

Березняк кисличный — Oxalido–Betuletum. Средняя сомкнутость древостоя 0.72. Характерно постоянное участие в древостое и наличие обильного подроста ели, в подлеске обычны рябина и черемуха. В травостое обильны *Oxalis acetosella*, *Calamagrostis arundinacea*, *Melica nutans*, постоянно встречаются *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea* и другие в основном бореальные виды. Мхи заметной роли не играют, в небольшом количестве встречаются *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi.* Кисличные березняки представлены в основном на территории той части района, которая покрыта озерными песками. На территории района, расположенной на месте бывшего Грузинского оз. и покрытой более тяжелыми и богатыми почвами, ельники сменяются в основном осинниками, большей частью неморальнотравными.

Неморальнотравные березняки в районе практически не представлены, за исключением участков, где в травостое доминирует *Stellaria holostea.* Как правило, они не занимают достаточно большой площади, образуя пятна, сопоставимые скорее с размерами мозаики, чем фитоценоза. Неморальные виды в березняках встречаются чаще в кисличной ассоциации, с небольшим обилием, но с довольно высоким постоянством.

Березняк лесновейниковый — Calamagrostio arundinaceae–Betuletum. Сообщества данной ассоциации также чаще всего приурочены к песчаным наносам — древнеозерным внепойменным и внутрипойменным флювиогляциальным. В сложении сообществ, расположенных на внутрипойменных песчаных возвышенностях, участвует сосна и лещина. Средняя сомкнутость древостоя 0.7. Ель присутствует единично в древостое или в подросте, не играя заметной роли. В подлеске обычны рябина, крушина. В травяном покрове в сообществах доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Convallaria majalis*, *Pteridium aquilinum*. С высоким постоянством отмечены *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*, *Fragaria vesca.* Из мхов наиболее часто встречаются *Pleurozium schreberi*, *Plagiomnium cuspidatum* и *Thuidium abietinum*, которые, однако, не играют значительной роли в сложении растительного покрова. Betuletum arundinaceae calamagrostosum В. С. Ипатова (1960b), описанный в восточных районах Ленинградской обл., в отличие от нашего приурочен в основном к богатым, преимущественно суглинистым, редко супесчаным почвам.

Березняк тростниковейниковый — Calamagrostio phragmitoideo–Betuletum. Встречается на всей территории района. Средняя сомкнутость древостоя 0.6. Подрост ели встречается единично. В подлеске — крушина, рябина, малина, *Rosa majalis.* В травостое доминирует *Calamagrostis phragmitoides*, вместе с ним постоянно встречается *Potentilla erecta.* В большинстве сообществ также присутствуют бореальные лесные и луговые виды: *Rubus saxatilis*, *Angelica sylvestris*, *Dryopteris carthusiana*, *Calamagrostis canescens*, *Agrostis gigantea*, *A. tenuis*, *Veronica chamaedrys*, *Carex pallescens*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*. Вероятно, эта ассоциация является промежуточной между березняками лесновейниковым и сероватовейниковым и березняком луговотравным, отчасти она примыкает к заболоченным фитоценозам. Обилие вейника тростниковидного часто бывает приурочено к участкам с более разреженным древесным пологом. А. А. Ниценко (1972) отмечает, что *Calamagrostis langsdorffii* сменяет к востоку *C. lanceolata* в долгомошно-сфагново-ланцетовейниковых березняках. В центральной части Ярославского Поволжья Ю. Д. Абатуровым и др. (1982) выделен березняк вейниково-таволговый с *Calamagrostis langsdorffii*, приуроченный к окраинам неширокиx ложбин и аллювиальным отложениям.

Березняк луговотравный — Agrostio–Betuletum. Средняя сомкнутость древостоя березы 0.7, к ней примешивается серая ольха. В подлеске постоянна рябина, встречаются также черная смородина, крушина, роза майская, малина. Характерно присутствие в травостое наряду с лесными видами *Agrostis gigantea*, *Veronica chamaedrys*, *Coccyganthe flos-cuculi*, *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis phragmitoides*, *Campanula patula*. Доминируют в сообществах *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Melica nutans*, *Glechoma hederacea*.

Березняк сероватовейниковый — Calamagrostio canescentis–Betuletum. Встречается по всему району и занимает обширные площади. Береза имеет среднюю сомкнутость 0.7, изредка к ней примешиваются осина, черная ольха и дуб. Ель встречается в виде подроста лишь изредка и единично. В подлеске распространена крушина, реже рябина, малина и черемуха. В травяном покрове доминирует *Calamagrostis canescens*, изредка замещаемый *Carex vesicaria* или *Phalaroides arundinacea*. Наиболее часто здесь встречаются *Dryopteris carthusiana*, *Lysimachia vulgaris*, *Equisetum sylvaticum*. В отличие от Betuletum lanceolatae calamagrostosum В. С. Ипатова (1960б), распространенного на востоке Ленинградской обл., здесь *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* встречаются достаточно редко, и совсем отсутствует *Rubus arcticus*. Из мхов наиболее обычны *Sphagnum squarrosum*, *Pleurozium schreberi*, *Climacium dendroides*. Широкое распространение данной ассоциации по всему району, вероятно, обусловлено тем, что для заболоченных березняков высокий уровень грунтовых вод и застойный характер увлажнения являются более важными факторами, чем механический состав почвы, что отмечал и В. С. Ипатов (1960б).

Березняк таволговый — Filipendulo–Betuletum. Встречается в пойме р. Волхов и в районе отложений Грузинского оз. Средняя сомкнутость древостоя 0.76. Местами встречается подрост ели, осины и вяза шершавого. В подлеске обильны черемуха, рябина, черная смородина, крушина. В травостое доминируют *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina*, *Equisetum sylvaticum*, *Geum rivale*, *Carex cespitosa*, *Mateuccia struthiopteris*. Высоким постоянством также обладают *Calamagrostis canescens*, *Deschampsia cespitosa*, *Ranunculus repens*, *Galium palustre*.

Березняк дернистоосоковый — Cariceto cespitosae–Betuletum. Занимает большие площади в промежутках между грядами в облесенной части Большой поймы р. Волхов. Сомкнутость древостоя 0.8. В древостой примешивается черная ольха, в подлеске преобладают *Frangula alnus* и *Salix cinerea*. В травостое константны *Carex cespitosa*, *Calamagrostis canescens*, *Iris pseudacorus*, но доминирует в основном *Carex cespitosa*, а на более пониженных и обводненных участках — *Menyanthes trifoliata* и *Thelypteris palustris*. На обводненных участках также бывают обильны *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, встречаются *Thyselium palustre*, *Scutellaria galericulata*, *Calla palustris*. Несколько отличающееся описание сообщества выполнено также в пойменной части, но на переходном участке к сосняку сфагновому. Во многом эта ассоциация сходна с Callo–Betuletum В. И. Василевича (1997), однако из-за незначительной роли и непостоянной встречаемости белокрыльника мы назвали ее по более характерному на нашей территории виду — *Carex cespitosa*, А. А. Ниценко (1972) отмечает, что кочкарноосоковые березняки чаще бывают производными, возникая на месте ельников. У нас подрост ели в подобных березняках отмечается на более высоких участках поймы с менее длительным затоплением (окрестности д. Водосье), на более низких же участках (окрестности пойменных озер между реками Пчевжей и Оскуей) ель в таких березняках полностью отсутствует.

Березняк пушицево-сфагновый — Sphagneto angustifolii–Betuletum. Представлен всего 2 описаниями, сильно отличающимися друг от друга и сходными лишь по доминированию *Sphagnum angustifolium.* В одном из них обильна *Eriophorum vaginatum*, к ней примешиваются *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Phragmites australis* и *Vaccinium uliginosum.* В другом обилен *Phragmites australis*, ему сопутствуют *Calamagrostis canescens*, *Comarum palustre*, *Equisetum sylvaticum*, *Lysimachia vulgaris* и др.

Общими для всех ассоциаций березняков у нас являются *Frangula alnus*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis canescens.* Последний доминирует в своей ассоциации, а *Frangula alnus* и *Dryopteris carthusiana* распределены более или мене равномерно. Другие виды, приводимые В. И. Василевичем (1996) в качестве общих для всех березняков (*Sorbus aucuparia*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, *Equisetum sylvaticum*), встречаются у нас практически во всех ассоциациях, кроме березняка дернистоосокового.

Сероольшатники

Сероольшатники являются пионерными лесными фитоценозами при заселении сельскохозяйственных угодий либо представляют собой производные ассоциации при заселении вырубок и пожарищ (Гельтман, Парфенов, 1961). В районе исследования они часто располагаются по окраинам полей и дорог, и иногда носят следы пожара или бывшей на их месте распашки: куртины ольхи располагаются рядами на остатках мелиоративных канав или межей. Для большинства из них характерно присутствие нитрофильных видов, а часто и их доминирование (табл. 3).

Сероольшатник черничный — Myrtillo–Alnetum incanae. Выполнено 1 описание в районе распространения песчаных отложений. В древостой примеши-

ТАБЛИЦА 3

Ассоциации сероольшатников

Ассоциации	Сероольшатники					
	щучковые		неморально-травные		крапивные	
Количество описаний	4		9		5	
Сомкнутость крон	0.75		0.79		0.84	
Древостой						
Alnus incana	V	7	V	10	V	9
A. glutinosa	II	1				
Betula pubescens	III	1	I		I	1
Fraxinus excelsior			I			
Padus avium			I		I	
Populus tremula	II	1				
Ulmus laevis					I	
Подрост						
Alnus glutinosa	II					
A. incana	II		III	1	II	1
Betula pubescens			I			
Fraxinus excelsior			I			
Padus avium	IV	1	IV	1	I	
Picea abies	II		II			

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ассоциации	Сероольшатники					
	щучковые		неморально-травные		крапивные	
Количество описаний	4		9		5	
Сомкнутость крон	0.75		0.79		0.84	
Quercus robur	IV				II	
Sorbus aucuparia	V	4	II	1	I	
Tilia cordata			I	1		
Ulmus glabra			II		II	
Подлесок						
Frangula alnus	II		II			
Lonicera xylosteum	III	1				
Rhamnus cathartica			I			
Ribes nigrum	III		II			
Rubus caesius					I	3
R. idaeus	IV	2	II	2	I	1
Salix cinerea			I			
S. myrsinifolia			I			
Viburnum opulus	II					
Травяно-кустарничковый ярус						
Дифференцирующие виды						
Deschampsia cespitosa	V	16	II	1	III	
Moehringia trinervia	IV	10			I	
Angelica sylvestris	V	2	II		IV	1
Agrostis gigantea	III				I	
Scirpus sylvaticus	III	1				
Calamagrostis phragmitoides	III	1	I			
Coccyganthe flos-cuculi	II					
Calamagrostis epigeios	II	1				
Stellaria nemorum	III	1	V	36	IV	7
Aegopodium podagraria	II	1	III	6	II	1
Asarum europaeum			II	1		
Galeobdolon luteum			II	5		
Mercurialis perennis			I			
Aconitum septentrionale			I	1		
Actaea spicata			I			
Poa nemoralis			I			
Urtica dioica	IV	2	IV	11	V	42
Filipendula ulmaria	II	1	III	5	V	3
Прочие виды						
Agrostis stolonifera			I			
Alchemilla vulgaris					I	
Anemonoides nemorosa	II		II			
Anthriscus sylvestris	II		II		II	1
Athyrium filix-femina	II		I		I	
Calamagrostis canescens	III	5	II		I	
Campanula latifolia			I		I	
Carex diandra	II	3				
C. vesicaria	II	5				
Chaerophyllum aromaticum			II		II	1

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ассоциации	Сероольшатники					
	щучковые		неморально-травные		крапивные	
Количество описаний	4		9		5	
Сомкнутость крон	0.75		0.79		0.84	
Chenopodium album					I	
Chrysosplenium alternifolium			II		I	1
Cicuta virosa	II					
Circaea alpina	II					
Cirsium oleraceum			II		I	
Convallaria majalis	III	1	I			
Crepis paludosa			II			
Dactylis glomerata	II		II		II	
Dryopteris carthusiana	IV		II		I	
D. filix-mas			I		I	
Elymus caninus					I	
Elytrigia repens	II					
Equisetum pratense					I	
E. sylvaticum	IV	6	III	1	I	
Erysimum cheiranthoides					I	
Fallopia convolvulus					I	
Festuca gigantea			I		I	
Fragaria moschata			I			
F. vesca			I			
Galeopsis bifida			II			
G. speciosa	II		I		III	
G. tetrahit					I	
Galium boreale	III				I	
G. palustre	III	1	I		II	
Geranium palustre			II			
G. sylvaticum			II		I	
Geum aleppicum			I			
G. rivale	II	2	I		I	1
G. urbanum	III	1	II	1	III	1
Glechoma hederacea	II		II		III	1
Glyceria fluitans	II					
Humulus lupulus			II	1		
Hypericum maculatum	II		I		I	
Impatiens noli-tangere	III	1	III	2	III	2
Juncus effusus	II					
J. filiformis			I			
Leucanthemum vulgare					I	
Luzula pilosa	III					
Lycopus europaeus	II					
Lysimachia nummularia	II		I		I	5
L. vulgaris	II	1			I	
Maianthemum bifolium	IV		I			
Matteuccia struthiopteris			I			
Milium effusum	III	1	II	1		
Myosotis cespitosa					I	
M. palustris					I	
Oxalis acetosella	III		II			

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ассоциации	Сероольшатники					
	щучковые		неморально-травные		крапивные	
Количество описаний	4		9		5	
Сомкнутость крон	0.75		0.79		0.84	
Paris quadrifolia	IV		I			
Persicaria scabra					I	
Poa palustris					I	
P. trivialis					I	
Prunella vulgaris	II					
Pulmonaria obscura	II		I	1		
Ranunculus acris					I	
R. auricomus	II					
R. cassubicus			II		II	
R. fallax			I			
R. repens	III		I		II	
Rorippa palustris					I	
Rubus saxatilis	II					
Scutellaria galericulata	II	1				
Solanum dulcamara	II					
Solidago virgaurea	III	1	II		II	
Stellaria holostea	IV	3	II			
S. media	II				II	
Taraxacum officinale					I	
Thalictrum flavum			I			
Thelypteris palustris	II					
Thlaspi arvense					I	
Thyselium palustris	II					
Trientalis europaea	III		I			
Trifolium repens					I	
Trollius europaeus			I		I	
Veronica chamaedrys	II				II	
V. longifolia	III				II	
Vicia cracca			II		II	
V. sepium			I		I	
Viola arvensis					I	
V. canina	II					
V. epipsila					I	
Мхи						
Atrichum undullatum			I		I	5
Climacium dendroides	III				I	
Plagiomnium cuspidatum	IV		I		II	
Pleurozium schreberi	II		I		I	
Rhodobryum roseum	II					
Sphagnum squarrosum	II					

вается береза, единично ель, которая обильна в подросте. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus*, меньше проективное покрытие у *V. vitis-idaea* и *Oxalis acetosella*. Встречаются как виды мелколиственных лесов, так и неморальные (*Stellaria holostea*, *Poa nemoralis*). Развит моховой покров из *Sphagnum girgensohnii* и *Pleurozium schreberi*.

Здесь серая ольха, видимо, выступила в роли пионерной породы при зарастании залежи (хозяйство было заброшено, по словам местных жителей, 15—20 лет назад) и ее влияние на травостой еще заметно не сказывается. Также видно, что ассоциация неустойчива, не является чистым сероольшатником и в ближайшее время явно сменится елово-березовым лесом.

Сероольшатник щучковый — Deschampsio–Alnetum incanae. Сообщества данной ассоциации располагаются вблизи населенных пунктов и водотоков. Средняя сомкнутость древостоя 0.75. В подлеске часто встречаются рябина, черемуха, малина. Сюда отнесены фитоценозы, в травостое которых преобладает или является одним из наиболее обильных видов *Deschampsia cespitosa*, местами также доминируют *Moehringia trinervia*, *Equisetum sylvaticum*, но тогда присутствуют луговые виды — *Agrostis gigantea*, *Calamagrostis epigeios*, что, на наш взгляд, сближает их с щучковыми. Эта ассоциация, вероятно, связана с более влажными местообитаниями и с нарушениями древостоя и субстрата, ведущими к уменьшению сомкнутости крон серой ольхи. В. И. Василевич (1998) считает, что она характерна для относительно бедных кислых почв.

Сероольшатник чистотеловый — Chelidonio–Alnetum incanae. Описан на вершине горы Званка — флювиогляциальной возвышенности, расположенной в пойме р. Волхов. В травостое обильны чистотел и сныть. Сообщество сильно нарушено окопами времен войны и современными раскопками на их месте. В. И. Василевич (1998) связывает эту ассоциацию с наиболее сухими смытыми почвами крутых склонов и считает ее естественной. В нашем случае вымывание почвы происходит как по естественным, так и по антропогенным причинам.

Сероольшатник кисличный — Oxalido–Alnetum incanae. Также описан из одного места. В травостое абсолютно доминирует кислица и присутствуют в небольшом количестве неморальные виды.

Сероольшатник неморальнотравный — Galeobdolo–Alnetum incanae. Средняя сомкнутость древостоя 0.78. В подлеске наиболее обычна черемуха. В травостое доминируют неморальные виды — *Stellaria nemorum*, *Aegopodium podagraria*, *Galeobdolon luteum*. Постоянно встречаются нитрофильные *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Impatiens noli-tangere*, а из неморальных видов более редки *Stellaria holostea* и *Asarum europaeum*. Сероольшатники неморальнотравные широко распространены в районе отложений Грузинского оз. (в травостое доминируют *Stellaria nemorum* и *Aegopodium podagraria*), изредка также встречаются и в районе песчаных отложений (с доминированием *Galeobdolon luteum*). С. В. Дегтева и В. С. Ипатов (1987) описали группу типов пятен сероольшатников с доминированием в травостое *Stellaria nemorum* в основном для суходолов, что подтверждается и для нашей территории.

Сероольшатник крапивный — Urtico–Alnetum incanae. Располагается, как правило, вблизи деревень, дорог и вдоль водотоков — по р. Волхов, его притокам, иногда по гарям. Средняя сомкнутость древостоя 0.83. Во втором ярусе часто встречается *Ulmus glabra*. В травостое доминирует крапива, постоянны *Geum urbanum*, *Stellaria nemorum*, *Filipendula ulmaria*.

Наиболее широко распространены в районе исследования ассоциации сероватовейниковых березняков и осинников. Это связано с общей пониженностью и переувлажненностью большей части территории района.

Преобладание в районе мелколиственных лесов говорит о высокой степени антропогенной трансформации растительности, так как бóльшая часть этих лесов является производными. К коренным можно отнести дернистоосоковые березняки, занимающие специфические пойменные местообитания, подвергающиеся наиболее длительному затоплению полыми водами, из-за чего здесь не могут выжить ни ель, ни дуб. Возможно, к коренным ассоциациям могут быть отчасти отнесены пойменные осинники (в основном ландышевые), по крайней мере, они интересны с научной точки зрения для выяснения взаимоотношений осины и дуба в условиях поймы. Данные ассоциации представлены в памятнике природы «Чудовские дубравы», но наиболее хорошо они выражены в окрестностях пойменных озер между реками Пчевжей и Оскуей.

Интересно также присутствие в районе исследования березняков тростниковейниковых и березняков с доминированием молинии, отнесенных нами к ассоциации черничных березняков. Первые представляют собой ассоциацию, по-видимому, характерную для более восточных районов, вторые — для более западных. Однако молиния и вейник тростниковидный широко распространены по всему району и в других ассоциациях, березняки же, как производные ассоциации, неустойчивы и природоохранной ценности не представляют.

Интересны по видовому составу пойменные (ландышевые и таволговые) осинники: в них присутствуют виды, специфичные для пойм, которые находятся здесь на северной границе своего ареала, такие как *Stachys wolgensis* и *Galium physocarpum*. В состав многих неморальнотравных осинников входят широколиственные породы деревьев — *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior*, являющиеся охраняемыми на территории Новгородской обл. и находящиеся недалеко от северной границы своего распространения. *Corylus avellana* находится в Новгородской обл. у северо-восточной границы распространения и также является здесь охраняемым видом; встречается он в неморальнотравных осинниках и в лесновейниковом березняке на склоне Хомутовой горы. Из других редких видов в мелколиственных лесах были встречены: *Carex hartmanii* — в таволговом березняке на левом берегу р. Пчевжи в 2 км ниже дер. Серебряницы; *Corallorrhiza trifida* — в неморальнотравном осиннике к востоку от болота Ширинский мох, за пределами Чудовского р-на; *Gentiana pneumonanthe* — в серовейниковом осиннике на склоне коренного берега р. Волхов между станцией 130-й км и Хомутовой горой и др.

Наиболее богатыми по количеству видов сосудистых растений являются фитоценозы с примесью луговых видов — за счет присутствия как лесных, так и луговых видов. Из ассоциаций с менее нарушенным травяным покровом наиболее богаты неморальнотравные и таволговые осинники, а также таволговые березняки. Самые богатые в видовом отношении фитоценозы с естественным травяным покровом (в котором нет примеси луговых видов и видов нарушенных местообитаний), относящиеся к перечисленным ассоциациям, были описаны на правом коренном берегу р. Волхова в окрестностях места пересечения его с Октябрьской железной дорогой, по обе стороны от нее. Рядом с ними располагаются участки вязовых и дубовых лесов, редких для Северо-Запада Европейской России, поэтому в целом данная территория представляет интерес как с научной, так и с природоохранной точки зрения. Довольно богаты и интересны по видовому составу неморальнотравные осинники окраин болот Гажьи Сопки и Ширинский мох: в древостое к осине примешиваются широколиственные породы, а в травяном покрове в этих местах наиболее полно представлены неморальные виды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров Ю. Д., Зворыкина К. В., Ильюшенко А. Ф. Типы березовых лесов центральной части южной тайги. М., 1982. 157 с.

Бибикова Т. В. Классификация осиновых лесов северо-запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 48—57.

Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1—13.

Василевич В. И. Заболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 19—29.

Василевич В. И. Сероольшатники Европейской России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 28—42.

Василевич В. И. Мелколиственные леса северо-запада Европейской России: циклы растительных ассоциаций // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 46—53.

Гельтман В. С., *Парфенов В. И.* Формирование сероольховых фитоценозов и их смена елью // Сб. ботанич. работ. Минск, 1961. Вып. 3. С. 5—14.

Дегтева С. В., *Ипатов В. С.* Сероольшаники Северо-Запада РСФСР. Л., 1987. 252 с.

Ипатов В. С. Типы осиновых лесов Северо-Запада РСФСР // Вестн. ЛГУ. Сер. биологии. 1960а. Вып. 1. № 3. С. 23—40.

Ипатов В. С. Березняки восточных районов Ленинградской области // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1960б. Вып. 48. № 290. С. 156—170.

Курбатова Л. Е., *Дорошина-Украинская Г. Я.*, *Кузьмина Е. О.* Листостебельные мхи Ленинградской области // Биоразнообразие Ленинградской области. Тр. С.-Петербургского об-ва естествоисп. СПб., 1999. Сер. 6. Т. 2.

Курнаев С. Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 355 с.

Ликсакова Н. С. Дубравы поймы реки Волхов // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 82—90.

Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 139 с.

Соколов Н. Н. Геоморфологический очерк района р. Волхова и озера Ильменя // Матер. по исслед. р. Волхов и его бассейна. Л., 1926. Вып. 7. 360 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб., 2000. 781 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

SUMMARY

A detailed description of the deciduous secondary (small-leaved) forests in Chudovo District of Novgorod Region is given. Their classification takes into account both the effect of the Volkhov River flood-plain and the geomorphologic structure. 8 aspen associations are distinguished, 9 birch and 6 white-alder ones. The aspen associations are most of all dependent on geomorphologic conditions. Associations connected with flood-plain oak forests and with spruce forests are distinguished among them. Cariceto cespitosae—Betuletum is the primary forest type in the flood-plain lowlands. A characteristic of the small-leaved forests is given in the context of their nature conservation value.

УДК 581.4

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© Ю. А. Бобров

О РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ ЕВРОПЕЙСКИХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *PYROLACEAE*

Yu. A. BOBROV. ON THE EARLY STAGES OF ONTOGENESIS OF EUROPEAN *PYROLACEAE* SPECIES

Вятский государственный гуманитарный университет, кафедра ботаники
610007 Киров, ул. Ленина, 198
E-mail: botany@vshu.kirov.ru

Поступила 18.11.2003
Окончательный вариант получен 28.01.2004

Проанализирована морфологическая структура особей у европейских видов сем. *Pyrolaceae* на ранних стадиях развития. Дополнена схема онтоморфогенеза. Установлены время, место и характер партикуляции. Предложено новое название жизненной формы для *Moneses uniflora*.

Ключевые слова: *Pyrolaceae*, онтогенез, партикуляция, жизненная форма, *Moneses uniflora*.

Сем. *Pyrolaceae* давно привлекает к себе внимание исследователей, что объясняется переходным характером жизненных форм многих видов, сложностью большого жизненного цикла и их практическим (лекарственным и декоративным) значением.

В связи с этим у представителей семейства изучались побегообразование (Шилова, 1960; Хохряков, 1961) и анатомическое строение на внутрисеменной и самой ранней послесеменной стадиях развития особей (Терёхин, 1962), внутривидовая изменчивость (Таршис, 1990), внутрипочечная стадия развития побега (Катомина, 1996). Большой обзор по применению растений в хозяйственной деятельности человека содержится в работе Е. А. Мазной и Н. В. Беловой (1986). Зарубежные исследователи в основном изучали химический состав растений (Inouye, 1956; Thieme, 1970, и др.).

В литературе практически отсутствуют данные о строении особей на ранних стадиях развития, что связано с особенностями биологии грушанковых. Во-первых, особи семенного происхождения встречаются в природе редко. Во-вторых, у них пылевидные семена и в течение нескольких первых лет растения развиваются в почве, что также затрудняет поиски их в естественных условиях. В-третьих, при выращивании растений в лабораторных условиях у них, по-видимому, изменяется ритм развития; по крайней мере, такие выводы можно сделать, сравнивая данные, которые получили в полевых и лабораторных условиях (Lück, 1941; Lichnell, 1942).

Первые описания морфологических структур, формирующихся на ранних этапах онтоморфогенеза грушанковых, появились еще в XIX в. (Irmisch, 1859 и Kjellman, 1887 — цит. по: Багдасарова, 1990). Была описана первая структура, появляющаяся после прорастания семени, как главный корень, живущий 2—5 и более лет и в большинстве своем отмирающий прежде, чем растение зацветет.

Обстоятельное исследование начальных стадий послесеменного развития грушанковых провел J. Velenovsky (1892, 1905, 1907). Он выявил в жизненном цикле некоторых видов две генерации: подземную (названную им «прокаулом») и надземную. Подземная генерация живет, по его мнению, паразитически за счет микоризного гриба; надземная имеет облиственные генеративные побеги и существует как за счет микосимбионта, так и за счет собственных продуктов фотосинтеза. Прокаулом представляет собой нечто среднее между стеблем и корнем.

Позднее (Christoph, 1921; Rauh, 1937, и др.) началось интенсивное изучение особенностей прорастания семян представителей сем. грушанковых. Было установлено, что проросток развивается униполярно из базальной области зародыша. Апикальная область остается в семени и, выполнив гаусториальную функцию в эндосперме, отмирает.

В естественных условиях развитие прокаулома у *Pyrola rotundifolia* L. и *Chimaphila umbellata* (L.) Barton длится два года (Lück, 1940, 1941), а в лабораторных — около 3.5 лет (Lichnell, 1942); гриб внедряется в ткани, расположенные под морфогенетически активной верхушечной зоной проростка.

И. Г. Серебряков (1952) отмечал, что развитие «точки роста» стеблевого полюса прекращается еще в проэмбриональном периоде, и характеризовал эти структуры как «свободно живущие корни».

J. L. Harley (1959 — цит по: Багдасарова и др., 1983) установил возможность развития прокаулома *Pyrola rotundifolia* в лабораторных условиях без микоризного гриба до ветвящейся структуры длиной в 30 см, после чего, однако, следует отмирание растения. Им же было показано, что развития *Moneses uniflora* (L.) A. Gray в асептических условиях не происходит.

Детальная эмбриологическая картина грушанковых была дана Э. С. Терёхиным (1962а—г; 1963; 1977). Он предположил, что эволюция грушанковых шла в направлении усиления взаимодействия с микоризным грибом, и выделил эту группу растений в третью линию паразитической эволюции: аллелопаразитные цветковые растения, форма «*Pyrolaceae*». В ходе эволюции грушанковых происходит все большее преобразование корневых структур в структуры протосомы (Терёхин, 1977). Термин «протосома» предложен (Терёхин, Никитичева, 1968) в качестве обобщающего понятия для всех подобных структур паразитных растений семейств *Pyrolaceae*, *Orobanchaceae*, *Orchidaceae*, *Rafflesiaceae* и других.

Специализация грушанковых в направлении усиления значения симбионтного гриба происходила в два этапа (Терёхин, 1977).

1. Развитие протосомы до контакта с микоризным грибом проходит в две асимбиотические стадии: конусовидную и цилиндрическую. Затем запас питательных веществ иссякает и развитие приостанавливается до момента внедрения микоризного гриба в ткани протосомы. После заражения микоризным грибом протосома сначала формирует корневище, на котором в дальнейшем ежегодно закладывается один или несколько генеративных побегов (Терёхин, 1962, 1977). Сама же протосома после развития корневища отмирает. Модельный вид — *Pyrola rotundifolia*.

2. Протосома до контакта с микоризным грибом существует только в конусовидной стадии. Генеративные побеги закладываются при этом на самой протосоме, которая, в свою очередь, сохраняется на протяжении всей жизни растения. Модель — *Moneses uniflora*. Виды рода *Pyrola* менее специализированы, чем *Moneses*, так как у них между стадией протосомы и образованием генеративных побегов вклинивается стадия «корневища, органа, характерного для автотрофных растений» (Терёхин, 1977, с. 107).

Для всех грушанковых в то же время характерна общая стадия поиска питающего субстрата, выраженная в состоянии ожидания атаки микоризного гриба (Терёхин, 1977). Формула послесеменного развития — AC^3: кроме поиска субстрата (А) для грушанковых характерно «вегетативное размножение посредством ветвления» (C^3) (Терёхин, 1977, с. 35).

Из-за недостаточно четко прозвучавшей в работах Терёхина мысли о протосоме как органе некорневой структуры (Терёхин, 1977) и в работах более поздних авторов (Багдасарова и др., 1983; Багдасарова, 1990) при описании онтогенеза *Pyrola rotundifolia* и *Orthilia secunda* (L.) House указывалось, что при прорастании клетки корневого полюса начинают активно делиться и образуют «главный корень» растения. «Главный корень» постепенно отмирает после формирования надземных побегов.

Таким образом, несмотря на более чем столетнее изучение начальных этапов развития грушанковых, остается целый ряд неясных вопросов. Основные из них, на наш взгляд, следующие: сущность формирующейся после прорастания структуры и этапы ее преобразования, поведение ее до момента контакта с микоризным грибом, время и характер партикуляции растения на ранних этапах развития. Этим вопросам и посвящено данное сообщение.

К ранним стадиям развития грушанковых мы относим все фазы онтоморфогенеза, связанные с формированием протосомы. Под протосомой мы, вслед за Терёхиным (1977), понимаем структуру, развивающуюся из базального полюса зародыша семени, служащую в основном субстратом для контакта с симбионтным грибом и имеющую недифференцированное вегетативное тело, на котором впоследствии формируются адвентивные побеги.

Материал и методика

Большинство грушанковых распространены в умеренных и умеренно-холодных областях северного полушария, заходя по высокогорьям в тропический пояс (Багдасарова и др., 1983).

Виды родов *Pyrola*, *Orthilia* и *Chimaphila* — вечнозеленые длиннокорневищные растения, состоящие из двух неравных частей: значительно развитой подземной в виде системы корневищ, почвенных побегов и подземных частей почвенно-воздушных побегов и небольшой надземной — из надземных частей почвенно-воздушных и воздушных побегов.

Moneses uniflora — травянистое вечнозеленое «корнеотпрысковое» растение. Подземная часть представлена ветвящейся корнеподобной структурой и подземными частями почвенно-воздушных побегов, надземная — надземными частями почвенно-воздушных побегов.

Основной тип побегов — полициклический монокарпический гетеротропный почвенно-воздушный побег. Он состоит из нескольких элементарных побегов (каждый из которых соответствует годичному): серии плагиотропных удлиненных геофильных, 1 или 2 анизотропных удлиненных геофильных (восходящего или нисходящего и восходящего) или верхнерозеточного, серии ортотропных верхнерозеточных вегетативных и 1 ортотропного вегетативно-генеративного или генеративного. Почвенный побег является частным случаем такого побега с неполным циклом развития. Он состоит из удлиненных элементарных побегов: обычно плагиотропных, иногда с 1—2 анизотропными.

Воздушный побег состоит из серии ортотропных верхнерозеточных вегетативных и 1 ортотропного вегетативно-генеративного или генеративного элементарного побега. С увеличением порядка ветвления цикличность воздушного побега уменьшается, для них становится характерен неполный цикл развития.

Строение побега в разные фазы онтоморфогенеза различается. На рассматриваемых стадиях оно значительно упрощается, что проявляется в первую очередь в уменьшении числа составляющих его элементарных побегов.

Партикуляция приводит к образованию клона; для каждой входящей в клон особи мы принимаем термин Л. Е. Нухимовского (1997) «клонист».

Основная масса материала для исследования была собрана на особо охраняемой природной территории (ООПТ) «Медведский бор» в разные сезоны 2001—2002 гг. Медведский бор — это крупный лесной массив, расположенный на древних дюнах по левому берегу р. Вятки у пос. Медведок Нолинского р-на Кировской обл. Здесь представлены все типы сосняков подзоны хвойно-широколиственных лесов в сочетании с лесами дубравного комплекса.

Часть образцов *Moneses uniflora* собирали в окрестностях городов Кирова и Дзержинска (Нижегородская обл.) в те же годы. Для уточнения некоторых морфологических особенностей изучаемых видов были полностью просмотрены материалы, хранящиеся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (SYKO) и Сыктывкарского государственного университета (SYKT) и других.

Отнесение найденных особей к растениям семенного происхождения не вызывало затруднения при наличии у них хотя бы малой части протосомы. При ее отсутствии маркером семенного происхождения особей служил характерный изгиб самой старой части побеговой системы растения.

Особи семенного происхождения собраны у представителей следующих видов: *Chimaphila umbellata*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor* L., *P. chlorantha* Sw. и *Moneses uniflora*.

Самые молодые особи обнаружены у *Chimaphila umbellata*, *Orthilia secunda* на границе пос. Медведок и ООПТ «Медведский бор» в 30—40-летних посадках *Pinus sylvestris* L. Растения произрастали в основном на склонах гряд, оставшихся после посадки сосны.

Всего обнаружено около 50 растений семенного происхождения с различной степенью развития протосомы.

Собранный материал изучали на месте; гербаризировали или фиксировали 40 %-м раствором этилового спирта для последующей камеральной обработки. В лабораторных условиях растения изучали с использованием ручных луп (3^{x}) и бинокулярной лупы М-24. Наиболее характерные объекты зарисовывали. В дальнейшем на их основе строили схемы и обобщали материал.

Основным методом исследования был сравнительно-морфологический метод (Серебряков, 1962). Характеристика морфологической дезинтеграции и периодизация онтогенеза проводилась по известной методике (Ценопопуляции..., 1976).

Результаты и обсуждение

Морфологическая характеристика найденных объектов

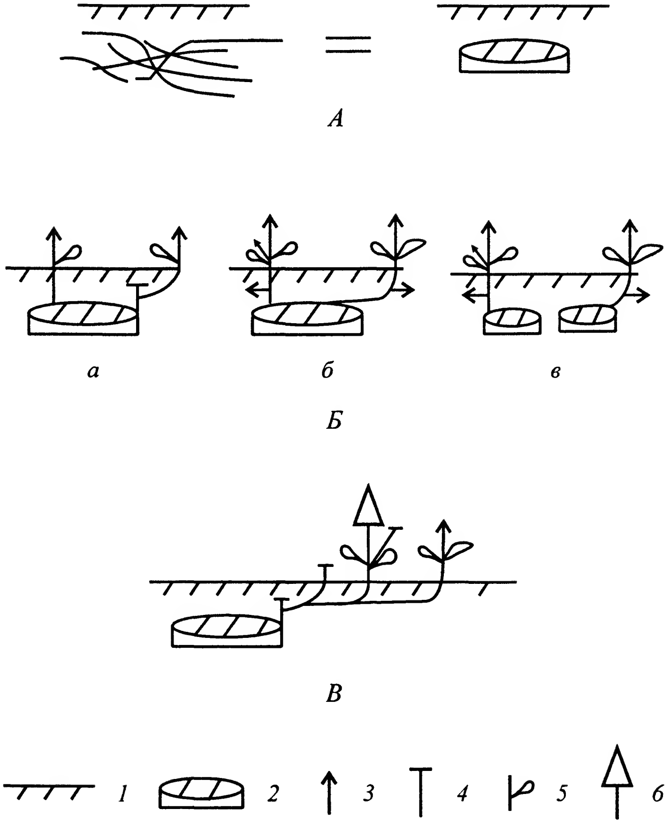
У самых молодых из обнаруженных особей *Chimaphila umbellata* и *Orthilia secunda* диаметр всей протосомы составляет в среднем 6 см, толщина — около 1 см. Она представляет собой структуру из спутанных нитевидных (обычно диаметром 0.5 мм) неметамерных элементов. У наиболее толстых из этих отростков толщина около 1 мм, наиболее тонких — 0.2 мм.

Протосома располагается в верхних слоях субстрата на глубине 2—3 см. Основная масса составляющих ее элементов ветвится в горизонтальной плоскости. Направление нарастания, по-видимому, не детерминировано — один и тот же отросток может менять его несколько раз. Строго вертикально уходящих в глубь отростков не обнаружено; отмечены погружающиеся элементы, которые после достижения определенной глубины продолжают нарастать горизонтально (см. рисунок, *А*).

От некоторых отростков протосомы (как периферийной, так и центральной части) отходят почвенно-воздушные побеги. У рассмотренных особей всех видов «первичные» побеги в абсолютном своем большинстве отходят от самой протосомы. Очень редко между почвенно-воздушным побегом и протосомой располагается короткий почвенный побег. Его максимальная длина составляет около 1 см, направление роста — восходящее (см. рисунок, *Б, а*).

Все первые почвенно-воздушные побеги отличаются небольшими размерами, ортотропным ростом, маленькой (5—8 см) подземной частью, мелкими (около 1 см дл.) листьями. Однако некоторые побеги в составе растения с достаточно большим числом почвенно-воздушных побегов имеют типичные для средневозрастных особей размеры листьев и годичных приростов.

Такая структура — хорошо развитая протосома с отходящими от нее небольшими почвенно-воздушными побегами — характерна для ранних стадий развития представителей родов *Pyrola*, *Orthilia* и *Chimaphila*, а также для *Moneses* на протяжении всей жизни.



Строение растений на разных фазах онтоморфогенеза.

А — протосома; *Б* — протосомное растение: *а* — растение с почвенным побегом, *б* — растение с боковыми побегами, *в* — протосомные растения—клонисты; *В* — протосомно-корневищное растение. *1* — уровень почвы, *2* — протосома, *3* — растущий побег, *4* — побег с отмершей верхушкой, *5* — лист, *6* — соцветие.

От подземной части почвенно-воздушного побега обычно отходят довольно многочисленные (в среднем около 6) боковые побеги. Новые побеги часто образуются еще до выхода терминальной почки материнского побега на поверхность субстрата. Боковые побеги образуются и в надземной части растения (см. рисунок, *Б*, *б*).

По сравнению с материнскими почвенно-воздушными побегами боковые (почвенно-воздушные и воздушные) менее интенсивно окрашены, у них большая пораженность листьев (хлорозы, некрозы и т. д.).

Первый же из образующихся почвенно-воздушных побегов способен к цветению (у обнаруженной нами особи *Chimaphila umbellata* это произошло на 7-й год развития надземной части побега). В то же время абсолютное большинство первых почвенно-воздушных побегов, очевидно, являются побегами с неполным циклом развития и не цветут.

Даже при зацветании побега отмирания протосомы не наблюдается. Она сохраняется и при достаточно развитой побеговой системе растения, которая при этом может иметь даже несколько десятков почвенно-воздушных побегов, среди которых много цветущих.

Уже на стадии протосомы с несколькими почвенно-воздушными побегами возможны дезинтеграция и последующая партикуляция, что приводит к образованию клона (см. рисунок, *Б*, *в*). В некоторых случаях время образования клона трудно установить; возможно, дезинтеграция происходит еще до образования первого почвенно-воздушного побега.

Причины, вызывающие партикуляцию, неясны. Возможно, она детерминирована внешними воздействиями (в основном, как нам представляется, механическими). В то же время нельзя исключать и вероятность внутренней детерминации партикуляции — разрыва протосомы под воздействием формирующихся почвенно-воздушных побегов.

Онтоморфогенез видов сем. *Pyrolaceae*

В онтоморфогенезе грушанковых мы выделяем следующие две фазы.

Первая — формирование протосомы. Она начинается с момента прорастания семени и продолжается до начала внепочечной стадии развития первого почвенно-воздушного или почвенного побега. На этой стадии происходит первичное освоение пространства, когда формируется разветвленный субстрат для последующего прикрепления симбионтного гриба.

В случае незаражения грибом развитие приостанавливается и растение вступает в стадию ожидания, за которой может последовать отмирание протосомы вследствие истощения (что, очевидно, и происходит с большинством протосом грушанковых).

Поддерживая Терёхина (1977, с. 107) в том, что для «всех грушанковых в послесеменном развитии характерна стадия поиска питающего субстрата», мы не можем согласиться с тем, что она «выражается в состоянии ожидания атаки микоризного гриба». Протосома не только «ожидает атаку гриба», но и сама активно ищет его гифы, осваивая все трехмерное пространство почвы вокруг места прорастания семени. Таким образом, основные функции протосомы на этой стадии — поисковая и трофическая.

Уже в это время возможно вегетативное размножение растения (Терёхин, Никитичева, 1968; Терёхин, 1977). Однако не стоит ставить знак равенства между вегетативным размножением и ветвлением, как это сделал Терёхин (1977, с. 35), говоря, что «протосома переходит к вегетативному размножению посредством ветвления». Ветвление лишь создает предпосылки для последующей морфологической дезинтеграции и партикуляции.

Партикуляция в этой фазе, скорее всего, детерминирована исключительно внешними причинами и по своему характеру является травматической (механической), полной, ранней, неспециализированной (Ценопопуляции..., 1976).

Таким образом, в первой фазе растение состоит из одной протосомы; основные ее функции — поисковая и трофическая; партикуляция — травматическая, полная, ранняя, неспециализированная. Растение находится в прегенеративном периоде.

Вторая фаза онтоморфогенеза — формирование клона. Клонисты образуются на разной структурной основе, что позволяет выделить внутри этой фазы несколько подфаз.

1. Клонисты — части протосомы. Клон образуется в результате партикуляции протосомы. Каждый из клонистов по строению не отличается от целой протосомы и выполняет такие же функции. Все клонисты находятся в прегенеративном периоде развития.

2. Клонисты — протосомные растения. Мы предлагаем термин «протосомное растение» для характеристики растения, которое обладает хорошо развитой протосомной частью и почвенно-воздушными побегами, образующимися из адвентивных почек на ней.

Этот этап начинается с момента пробуждения адвентивной почки на протосоме и длится до образования корневища из геофильных частей почвенно-воздушных побегов. При этом протосома продолжает выполнять трофическую роль, которая постепенно сходит на нет к началу следующей фазы.

Подобный клон может образоваться как в результате дальнейшего развития клонистов (частей протосомы), так и в результате партикуляции материнского протосомного растения. Партикуляции, как и на предыдущем этапе, подвергается протосомная часть, а не побеговая.

Потенциально все образующиеся на протосоме побеги способны к цветению. Практически же зацветают не первые из них, а те, которые пусть и образуются из адвентивных почек на самой протосоме, но после нескольких вегетативных побегов-предшественников. Очевидно, что для перехода к цветению, растению необходимо сделать запас пластических веществ, которые не может предоставить ему микоризный гриб, на что указывал еще Терёхин (1962).

Таким образом, в типичных случаях клонисты находятся на прегенеративном этапе развития; в редких случаях некоторые из них вступают в генеративный.

На почвенно-воздушном побеге формируется два типа боковых побегов. В подземной части они в этой фазе онтоморфогенеза образуются обычно еще до выхода терминальной почки материнского побега на поверхность субстрата. Так как подземная часть в большинстве случаев формируется за один и менее вегетативный сезон, то эти побеги силлептические. В надземной части растения образующиеся побеги являются чаще всего побегами дополнения и в редких случаях — побегами ветвления (по терминологии М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова, 1977).

Наряду с подобными побегами встречаются и такие, которые не ветвятся вплоть до отмирания апикальной меристемы. На видовом уровне это закреплено у *Moneses uniflora*.

Таким образом, на этом этапе клонисты грушанковых состоят из протосомной части и побеговой системы. Протосомная часть теряет поисковую функцию, сохраняя трофическую; функция освоения пространства переходит к побеговой системе. Партикуляции подвергаются обычно нити протосомной части. Клонисты находятся в прегенеративном (обычно) или генеративном периоде.

3. Клонисты — протосомно-корневищные растения. Это растения, обладающие более или менее развитой протосомной частью и побеговой системой, в которую обязательно входит корневище (см. рисунок, *B*).

Этап начинается с образования первого корневища и продолжается до полного отмирания протосомы. Корневище образуется после полного отмирания надземной части одного (обычно первого) почвенно-воздушного побега и вхождения его подземной составляющей в многолетнюю скелетную ось растения.

Клон из протосомно-корневищных растений образуется как путем дальнейшего развития клонистов (протосомных растений), так и партикуляцией материнского протосомно-корневищного растения; при этом партикуляции подвергается побеговая система: разрушаются геофильные части почвенно-воздушных побегов или корневище.

Трофическая роль протосомной части здесь совсем незначительна. Роль субстрата для прикрепления симбионтного гриба принимают придаточные корни побегов.

Побеговая система, начавшая ветвиться на предыдущей стадии, приобретает вид сильно разветвленной структуры. Нарастание ее осей в основном центробежное, радиальное.

Таким образом, у протосомно-корневищных растений доминирующую роль играет побеговая система, протосомная часть занимает подчиненное положение, а ее роль практически сведена к нулю. Практикулирует обычно побеговая система. Клонисты находятся обычно в генеративном периоде.

4. Клонисты — длиннокорневищные растения, которые обычно и описаны во всех определителях, флорах и большинстве работ по морфологии и популяционной биологии грушанковых. Эта стадия начинается с момента полного отмирания протосомной части и заканчивается смертью последнего из клонистов.

Клон образуется как развитием клонистов (протосомно-корневищных растений), так и партикуляцией материнского длиннокорневищного растения. Клонисты обычно находятся в генеративном периоде развития; в некоторых случаях после партикуляции одни клонисты могут находиться в прегенеративном, другие — в генеративном, третьи — в постгенеративном периодах развития.

Выводы

1. Большинство грушанковых в своем развитии проходит следующие этапы: протосома → клон из протосомных растений → клон из протосомно-корневищных растений → клон из длиннокорневищных растений.
2. У *Moneses uniflora* развитие останавливается на стадии клона из протосомных растений. Ее жизненная форма — протосомный травянистый поликарпик.
3. Партикуляция возможна в любой фазе онтоморфогенеза. В первой фазе и двух первых подфазах второй фазы партикулирует протосома, на двух последних подфазах — подземная часть побеговой системы.
4. Клон может формироваться многократно в ходе онтоморфогенеза на разной структурной основе.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю Н. П. Савиных, которой обязан находкой одной из самых ранних из изученных структур.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Багдасарова Т. В. Ортилия однобокая // Биологическая флора Московской области / Под ред. В. Н. Павлова, Т. А. Работнова, В. Н. Тихомирова. М., 1990. С. 172—180.

Багдасарова Т. В., Вахрамеева М. Г., Никитина С. В., Денисова Л. В. Род Грушанка // Биологическая флора Московской области. Вып. 7 / Под ред. Т. А. Работнова. М., 1983. С. 153—176.

Катомина А. П. Морфогенез и ритм развития побегов Грушанковых (*Pyrolaceae* Dumort.) на Кольском полуострове: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1996. 18 с.

Мазная Е. А., Белова Н. В. Сем. 16. *Pyrolaceae* Dumort. — Грушанковые // Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Paeoniaceae—Thymelaeaceae*. Л., 1985. С. 159—163.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 158 с.

Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений: Т. 1. Теория организации биоморф. М., 1997. 630 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 378 с.

Таршис Л. Г. Внутривидовая изменчивость представителей семейства *Pyrolaceae* на Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 19 с.

Терёхин Э. С. Развитие эндосперма и характер роста зиготы у европейских грушанок // Бот. журн. 1962а. Т. 47. № 2. С. 254—258.

Терёхин Э. С. Влияние некоторых экологических факторов на развитие эмбриональных структур *Pyroleae—Monotropeae* // Бот. журн. 1962б. Т. 47. № 4. С. 571—577.

Терёхин Э. С. О развитии зародышей у некоторых *Pyroleae—Monotropoideae* // Бот. журн. 1962в. Т. 47. № 12. С. 1811—1816.

Терёхин Э. С. Эмбриология грушанок и вертляниц в связи с их биологией и систематическим положением: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1962. 20 с.

Терёхин Э. С. Развитие семяпочки и женского гаметофита у *Pyroleae* и *Monotropoideae* // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 3. С. 406—414.

Терёхин Э. С. Паразитные цветковые растения: Эволюция онтогенеза и образа жизни. Л., 1977. 220 с.

Терёхин Э. С., Никитичева З. И. Постсеменное развитие паразитных *Angiospermae*. Метаморфоз // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 39—57.

Хохряков А. П. Некоторые особенности морфогенеза среднерусских *Pyrolaceae* // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 361—364.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М., 1976. 214 с.

Шилова Н. В. Побегообразование и особенности жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 6. С. 910—917.

Christoph H. Untersuchungen über die mycotropen Verhaltnisse der *Ericales* und die Keimung von Pirolaceen // Beih. Bot. Zbl. 1921. Bd 38. N 1. S. 115—157.

Inouye H. Constituents of *Pyrola* plants: Constituents of *Pyrola incarnata* // Pharm. Bull. Tokyo. 1956. Vol. 4. P. 281—283.

Lichnell D. Keimungsversuche mit *Pirola*-Samen // Symb. Bot. Upsal. 1942. Bd 6. N 3. S. 1—37.

Lück R. Zur Biologie der heimischen *Pirola*-Arten // Schrift. Physikokonom. 1940. Bd 71. N 2. S. 300—334.

Lück R. Zur Keimung der heimischen *Pirola*-Arten // Flora. 1941. Bd 35. N 1. S. 1—5.

Rauh W. Die Bildung von Hypocotyl und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. 1937. Bd 4. N 24. S. 1—553.

Thieme H. Phytochemische Untersuchungen mongolischer Arzneipflanzen: Die Phenolglucoside von *Pyrola* // Pharmazie. 1970. Jg. 25. H. 2. S. 129.

Velenovsky J. Über die Biologie und Morphologie der Gattung *Moneses* // Rozpravy Trida. 1892. Bd 11. N 39. S. 147—159.

Velenovsky J. Über die Keimpflanzen der Pirolaceen // Bull. Int. Acad. Sci. Boheme. 1905. N 7. P. 17—21.

Velenovsky J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Bd 2. Praga, 1907. S. 279—731.

SUMMARY

The morphological structure of plants of European *Pyrolaceae* is analysed at the early stages of ontogenesis. A scheme of ontomorphogenesis is supplemented. The time, location and character of particulation are determined. The new name is offered for the life form of *Moneses uniflora*.

УДК 341.29.35.13 : 681.35.43.15 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© М. Ю. Ишмуратова, Г. З. Мангазбаева

ЦВЕТЕНИЕ И ПЛОДОНОШЕНИЕ *ARTEMISIA GLABELLA* (*ASTERACEAE*)

M. Yu. ISHMURATOVA, G. Z. MANGAZBAEVA. THE FLOWERING
AND FRUITING OF *ARTEMISIA GLABELLA* (*ASTERACEAE*)

Институт фитохимии Министерства образования и науки
Республика Казахстан, Караганда
E-mail: arglabin@phyto.kz

Поступила 02.07.2003
Окончательный вариант получен 19.01.2004

Впервые в условиях культуры установлены особенности цветения и плодоношения *Artemisia glabella* в Центральном Казахстане. Изученный вид характеризуется продолжительным периодом бутонизации и плодоношения (каждый длится по 1.5—2 мес) и зависимостью хода цветения от погодных условий. Формирование семянок наиболее интенсивно проходит в теплые сухие годы и замедляется в холодные. На одном растении *A. glabella* в природе образуется 9770—66 760 цветков и 5270—35 350 семян; в культуре эти показатели составили 80 150—323 170 и 15 130—172 320 шт. соответственно, качество семенного материала зависит от метеорологических условий в период цветения—плодоношения.

Ключевые слова: *Artemisia glabella*, цветение, плодоношение, потенциальная семенная продуктивность, семенная продуктивность.

Artemisia glabella Kar. et Kir. (полынь гладкая) является единственным сырьевым источником для производства нового препарата «Арглабин», зарегистрированного в Республике Казахстан в качестве противоопухолевого средства (регистрационное удостоверение РК-ЛС-5 № 003950). Ареал вида охватывает территорию от Центрального Казахстана до Алтая, отдельные местонахождения отмечены в Монголии и Восточной Сибири (Крылов, 1949; Флора..., 1966; Адекенов и др., 1986; Определитель..., 1993; Ишмуратова, Ситпаева, 2000).

Целью исследования было изучение биологии цветения и плодоношения, а также влияния внешних факторов на эти процессы у полыни гладкой. Полученные данные могут быть использованы для селекции и семеноводства.

Материал и методика

Цветение и плодоношение *Artemisia glabella* изучались в 1998—2002 гг. на базе питомника семеноводства лекарственных растений Института фитохимии МОН РК (г. Караганда). Для сравнения использованы учетные растения природных популяций разнотравно-полынного сообщества, расположенного в долине р. Талды на высоте 560 м над ур. м. (Каркаралинский р-н Карагандинской обл.) и разнотравно-полынно-злакового сообщества — в горах Бектауата на высоте 750 м над ур. м. (Актогайский р-н Карагандинской обл.), различающихся по почвенным, температурным факторам и условиям увлажнения.

При изучении биологии цветения и созревания семян использовались методические указания А. Н. Пономарева (1960) и Л. И. Носовой (1973, 1976, 1977). Наблюдения проводили на модельных разновозрастных особях полыни гладкой (молодые, средневозрастные, старые генеративные) в фазы бутонизации, цветения и плодоношения.

Фенологические наблюдения осуществляли с учетом методических указаний И. Н. Бейдеман (1960), З. Г. Беспаловой и И. В. Борисовой (1963). Наблюдения за цветением метелки проводили ежедневно в течение всего периода на 20 этикетированных побегах. Через каждые 2 ч подсчитывали число вновь раскрывшихся цветков, определяли температуру и относительную влажность воздуха на высоте 10 см от поверхности почвы.

Возрастные группы полыни гладкой определяли с учетом методики Т. А. Работнова (1950) и А. А. Уранова (1967).

Потенциальная семенная продуктивность (ПСП) *A. glabella* определялась по количеству цветков, продуцируемых побегом или особью в целом; семенная продуктивность (СП) — количеством завязавшихся семян. Расчет ПСП и СП проводился на 100—150 корзинок в фазах цветения и плодоношения. Для определения среднего числа корзинок на побеге учитывали 120—150 отдельных побегов, а количества побегов на модельной особи — 140—150 растений. Коэффициент продуктивности ($K_{\text{прод.}}$) рассчитывали как отношение ПСП к СП.

Результаты и обсуждение

Корзинки *A. glabella* — гетерогамные, округло-яйцевидной формы, от 2.0 до 5.0 мм в диам., сидячие или на коротких ножках, собраны в метельчатое соцветие от 12 до 35 см дл. Пестичные цветки с трубчатым двухтрехзубчатым, слегка расширенным к основанию венчиком, немногочисленные, сидящие по краям цветочной корзинки. Обоеполые цветки крупные, с широким трубчатым венчиком, многочисленные, занимают весь объем цветочной корзинки. Рыльца обоеполых и пестичных цветков с двумя равными лопастями, слегка усеченными на верхушке и густо опушенными.

Полынь гладкая вступает в фазу бутонизации в первой половине июня (Мангазбаева, 2001). К этому времени цветоносные побеги начинают усиленно вытягиваться и по всей их длине образуются зачатки бутонов. Более четко бутоны оформляются в июле, представляя собой плотно сомкнутые смолистые обвертки корзинок с развивающимися в них генеративными органами цветков. Образование цветочных корзинок на побегах идет центробежно. После появления корзинок развитие вегетативных побегов в длину прекращается.

Фаза бутонизации вида длится 1.5—2 мес с момента образования меристематического бугорка до рыхлого бутона и часто совпадает с сухим периодом вегетационного сезона. Длительность этого периода объясняется тем, что у некоторых полыней существует промежуточное звено между отрастанием цветоносных побегов и формированием генеративных органов — закладка оберток цветочных корзинок, называемая ложной бутонизацией (Гамаюнова, 1959; Беспалова, 1964; Конычева, 1966; Голубева, 1968; Носова, 1976).

Собственно фаза бутонизации полыни гладкой делится на 2 подфазы: 1) плотных бутонов (12—14 дней) и 2) рыхлых бутонов (3—4 дня).

В зависимости от погодных условий цветение обычно протекает со второй декады июля до середины августа. К моменту цветения обвертки бутонов становятся рыхлыми, верхушки цветков выступают над поверхностью оберток.

Раскрытие цветков в корзинке происходит не одновременно. Вначале открываются 2—5 цветков, в которых зубцы венчиков раскрытые, лопасти рыльца достигают верхушки зубцов венчика, а пыльца полностью заполняет тычиночную трубку. У других цветков венчик полуоткрыт или зубцы его немного отогнуты в сторону, пыльца еще не высыпалась из пыльников, лопасти рыльца находятся целиком в тычиночной трубке. Встречаются цветки с плотно закрытым венчиком, лопасти рыльца которых находятся внутри тычиночной трубки.

Цветение метелки полыни гладкой проходит базипетально. Первыми раскрываются цветки верхнего, затем среднего и нижнего ярусов (рис. 1).

Корзинки полыни гладкой протогиничны: первыми распускаются краевые пестичные цветки. Одновременно распускаются 2—5 пестичных цветков и через 1—2 дня такое же количество крайних обоеполых. Максимум цветения приходится на 9—11 ч при максимальной влажности воздуха и температуре 24.6—25.4 °C (рис. 2). В холодные дни при температуре менее 18 °C раскрытие цветков запаздывает, пик цветения смещается на 13—14 ч. В жаркие дни, при которых температура поднимается выше 30 °C, цветение проходит быстрее, цветки закрываются к 15—16 ч. В очень холодные и дождливые дни раскрытия цветков не отмечалось вообще.

Продолжительность цветения одного цветка 4—5 дней. В этот период можно выделить несколько фаз: 1) расхождение лопастей венчика, 2) раскрытие тычиночной трубки и пыление, 3) рост столбика, 4) расхождение лопастей рылец, 5) увядание рылец (конец цветения) (рис. 3).

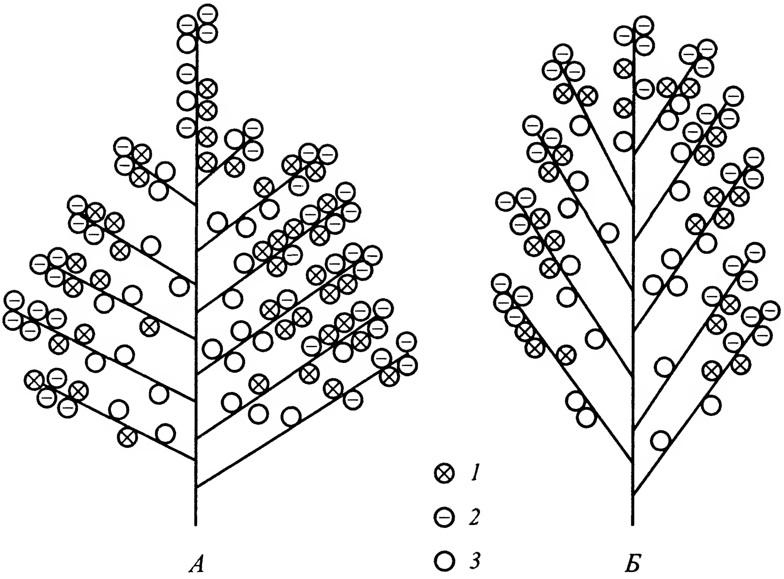


Рис. 1. Последовательность раскрытия цветков в корзинках *Artemisia glabella*.

А, *Б* — соцветия, в корзинках которых цветки раскрылись: *1* — в первый день, *2* — во второй день, *3* — в последующие дни.

Раскрытие венчика продолжается 2—3 ч. После этого в течение 1 ч расходятся зубчики тычиночной трубки, которая начинает пылить. Пыление длится 3—4 ч, в зависимости от погоды (в жаркие, ветреные дни быстрее). К 16—17 ч (конец пыления) пестик поднимается на 1—1.5 мм над тычиночной трубкой и заметно деление рыльца на лопасти. Расходятся лопасти рылец на следующее утро, после чего они становятся способными воспринимать пыльцу. Рыльца в фазе расхождения сохраняются 3—4 дня, после чего увядают. В холодную погоду наблюдались случаи, когда после выдвижения рылец лопасти не расходились.

Таким образом, каждое утро распускается и пылит очередная партия цветков, а у предыдущей партии цветки находятся в стадии расхождения рылец. Такой ход цветения способствует перекрестному опылению. Сходный тип цветения опи-

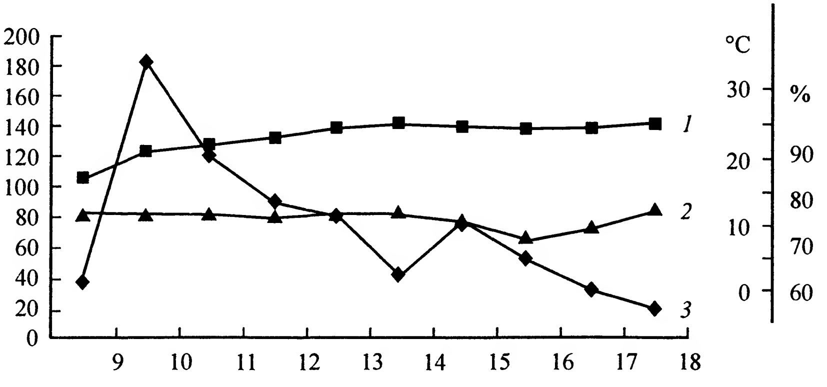


Рис. 2. Суточный ритм раскрытия цветков *Artemisia glabella*.

1—*3* — кривые изменения: температуры (*1*) относительной влажности воздуха (*2*) и числа раскрывшихся цветков (*3*); по оси абсцисс — время наблюдения, ч; по оси ординат — температура и относительная влажность (справа) и число раскрывшихся цветков (слева).

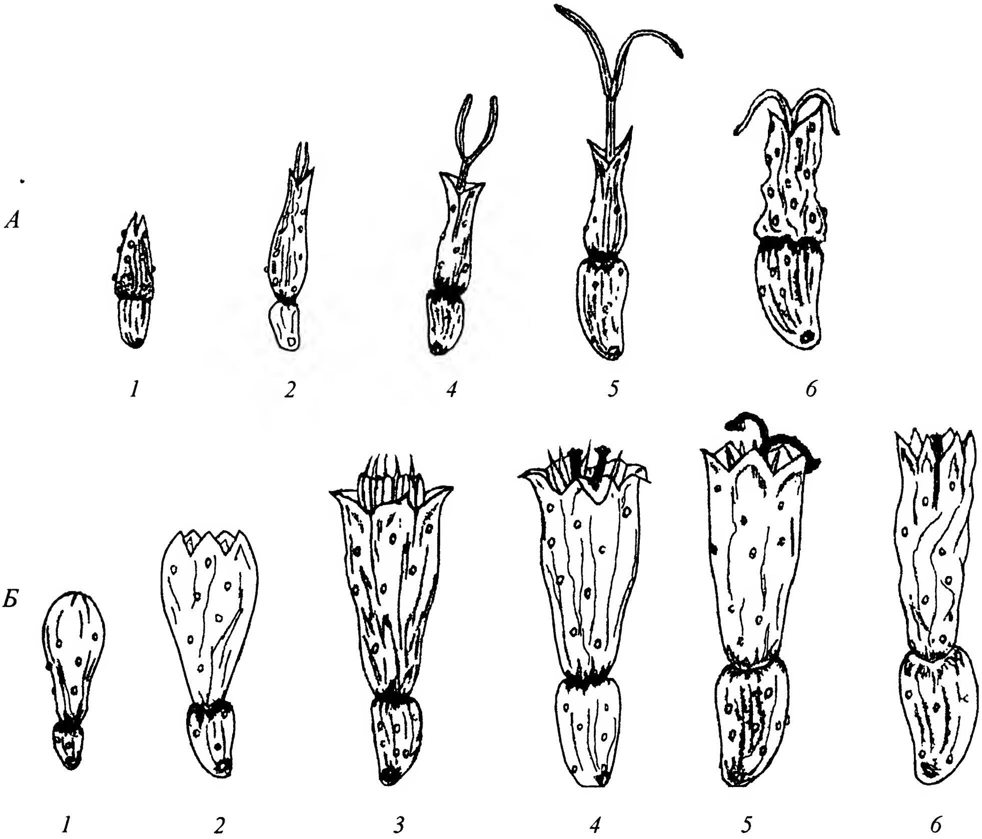


Рис. 3. Цветение пестичного (*А*) и обоеполого (*Б*) цветков *Artemisia glabella*.

1 — стадия рыхлого бутона, *2* — раскрытие венчика, *3* — раскрытие тычиночной трубки и пыление (только для обоеполого цветка), *4* — рост столбика, *5* — расхождение лопастей рылец, *6* — увядание рылец.

сан З. Г. Беспаловой (1964) у *Artemisia austriaca* Jacq., *A. marschalliana* Spreng. и *A. frigida* Willd.

Наблюдениями установлено, что в условиях культуры особи полыни гладкой четко разделяются по срокам цветения на раноцветущие, поздноцветущие и со средним сроком цветения. Наибольший интерес представляют раноцветущие особи, что позволяет в культуре начинать уборку семян полыни гладкой на 2 недели раньше обычного срока и тем самым обеспечить поточную сушку и переработку семян. Длительность цветения побега составила 12—14 дней, особи полыни в целом — 18—25 дней.

Подсыхание венчиков цветка *A. glabella* свидетельствует о переходе растения к плодоношению. Длительность этой фазы также зависит от погодных условий. Фаза плодоношения отмечена у полыни гладкой в третьей декаде августа—третьей декаде сентября. Для созревания семянок требуется 25—30 дней.

На следующий день после оплодотворения происходят увядание лопастей рылец и изменение цвета обверток цветочных корзинок. В течение 6—7 дней корзинки становятся крупнее, при этом завязи также увеличиваются в размерах. Через 10—12 дней корзинки темнеют. Через 13—14 дней листочки обвертки приобретают коричневую окраску, а венчики цветков обесцвечиваются, приобретая бледно-желтую окраску. Семянки при этом мелкие и мягкие, молочной консистенции.

ТАБЛИЦА 1

Потенциальная семенная продуктивность *Artemisia glabella*

Местообитание	Возрастные группы особей	Среднее число, шт.					Продуктивность, шт.	
		генеративных побегов у особи	корзинок на побеге	цветков в корзинке			побега	особи
				пестичных	обоеполых	всего		
Долина р. Талды	Молодые	15.5 ± 1.1	61.3 ± 3.4	5.0 ± 0.2	19.4 ± 1.1	24.4 ± 1.5	1490 ± 60	23190 ± 320
	Средневозрастные	23.3 ± 2.3	92.6 ± 4.1	7.7 ± 0.7	23.7 ± 1.2	30.9 ± 1.3	2870 ± 170	66760 ± 750
	Старые	11.4 ± 0.9	54.2 ± 2.7	2.6 ± 0.1	13.3 ± 0.6	15.8 ± 0.7	860 ± 30	9770 ± 190
Горы Бектауата	Молодые	13.8 ± 0.6	91.5 ± 3.6	5.1 ± 0.3	22.2 ± 1.3	27.3 ± 1.6	2500 ± 140	34480 ± 830
	Средневозрастные	24.9 ± 1.2	113.3 ± 5.4	6.2 ± 0.2	25.1 ± 0.5	31.2 ± 0.8	3530 ± 190	87880 ± 490
	Старые	15.5 ± 1.0	80.2 ± 2.9	3.8 ± 0.1	20.3 ± 0.4	24.1 ± 1.2	1930 ± 50	29960 ± 350
Культура	Молодые	16.8 ± 0.8	115.4 ± 6.1	10.8 ± 0.9	30.7 ± 1.3	41.4 ± 1.6	4770 ± 210	80150 ± 1200
	Средневозрастные	25.6 ± 1.1	276.7 ± 12.5	11.9 ± 1.5	33.8 ± 1.5	45.6 ± 1.7	12620 ± 590	323170 ± 3490

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность *Artemisia glabella*

Местообитание	Возрастные группы особей	Среднее число семян в корзинке, шт.	Продуктивность, шт.		$K_{\text{прод.}}$, %
			побега	особи	
Долина р. Талды	Молодые	8.1 ± 0.4	500 ± 20	7720 ± 610	33.3
	Средневозрастные	12.0 ± 0.1	1110 ± 50	25890 ± 2810	38.8
	Старые	8.5 ± 0.2	460 ± 30	5270 ± 430	53.9
Горы Бектауата	Молодые	8.4 ± 0.3	770 ± 40	10630 ± 920	30.8
	Средневозрастные	12.5 ± 0.7	1420 ± 100	35350 ± 1090	40.2
	Старые	7.2 ± 0.2	570 ± 40	8880 ± 510	29.6
Условия культуры	Молодые	9.9 ± 0.5	900 ± 60	15130 ± 1230	18.9
	Средневозрастные	24.3 ± 0.6	6730 ± 210	172320 ± 9190	53.3

Через 20—25 дней после завершения цветения семянки становятся серо-зеленого цвета. Листочки обвертки увядают и начинают расходиться. Спустя 2—3 дня после этого семянки созревают и приобретают кремовую или темно-коричневую окраску. Корзинка поникает, созревшие семянки постепенно отделяются от цветоложа и при легком раскачивании побегов высыпаются. Плод полыни гладкой — каплевидная, реже веретеновидная, бороздчатая семянка.

Осыпаются семянки в конце сентября—первой декаде октября. Пустые корзинки могут сохраняться на побегах до следующего вегетационного периода.

Анализ ПСП и СП показал, что в условиях культуры на одной особи полыни гладкой развивается от 17 до 49 генеративных побегов, на каждом из которых закладывалось 85—480 корзинок. В одной корзинке завязывалось 30—63 цветков и 8—32 семян (табл. 1 и 2). В природных условиях (горы Бектауата) на модельной особи полыни гладкой образовывалось от 14 до 33 генеративных побегов, на которых формировалось от 29 до 132 корзинок. В корзинке насчитывалось 21—52 цветков и 8—15 семян. В долине р. Талды на одном растении полыни закладывалось от 12 до 40 генеративных побегов, а на побеге — от 37 до 218 корзинок; в одной корзинке возникает 32—58 цветков и 6—34 семян соответственно (Ишмуратова и др., 2000).

Таким образом, ПСП особей полыни гладкой в среднем составляла 9770—323 170 цветков, побега — 860—12 620; СП особи составила 5270—172 320 семян, побега — 500—6730.

Максимальная СП у полыни гладкой установлена в условиях культуры, а наименьшая в условиях природы (горы Бектауата). Столь значительные колебания продуктивности семян полыни связаны с условиями обеспеченности влагой, почвенным питанием и рядом других факторов.

В процессе онтогенеза для полыней отмечено значительное изменение числа образующихся цветков и семян (Носова, 1973, 1977). Для *A. glabella* ПСП и СП средневозрастных генеративных особей для всех вариантов исследований была выше, чем молодых и старых (табл. 1 и 2). Так, в горах Бектауата молодыми генеративными особями продуцировалось в среднем 34 480 цветков и 10 630 семян, средневозрастными — 87 880 и 35 350 шт., старыми — 29 960 и 8880 шт. соответственно. В долине р. Талды ПСП молодых генеративных особей составила 23 190 шт., СП — 7720; средневозрастных — 66 770 и 25 890 шт.; старых — 9770 и 5270 шт. соответственно. В культуре наблюдается сходная динамика для молодых и средневозрастных особей (старые особи в культуре отсутствовали).

Не выявлено строгой зависимости $K_{\text{прод.}}$ от мест обитания и возрастного состояния полыни гладкой. Наибольшее его значение было отмечено как для средневозрастных особей в горах Бектауата, так и для старых в долине р. Талды.

Заключение

Цветение и образование семянок полыни гладкой характеризуется сильной зависимостью от условий погоды. Цветение метелки базипетальное, цветение корзинки центростремительное. Раскрытие цветков проходит в первой половине дня. Продолжительность цветения одного цветка составляет 4—5 дней, побега — 14—18 дней, особи — 28—30 дней.

Образование семян соответствует порядку цветения. Для созревания семянок требуется 25—30 дней. Осыпание семянок происходит только в сухую погоду.

ПСП особей полыни гладкой в среднем составляла 9770—323 170 цветков, побега — 860—12 620; СП особи составила 5270—172 320 семянок, побега — 500—6730.

Факторами, в значительной степени влияющими на продуктивность побега и особи полыни гладкой, являются условия произрастания (увлажнение, питание, климат), а также возраст растения. Наибольшая продуктивность семянок полыни гладкой отмечена в условиях культуры.

Существенны изменения показателей ПСП и СП полыни гладкой в зависимости от возраста. Наибольшая продуктивность особи и побега характерна для средневозрастных генеративных растений, ниже она у молодых и старых особей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адекенов С. М., Куприянов А. Н., Кагарлицкий А. Д. Распространение *Artemisia glabella* Kar. et Kir. в Казахстане и содержание в ней сесквитерпеновых лактонов // Раст. ресурсы. 1986. Т. 22. Вып. 4. С. 513—517.

Бейдеман И. Н. Изучение фенологии растений // Полевая геоботаника. Л., 1960. Т. 2. С. 334—363.

Беспалова З. Г., Борисова И. В. Фенологические наблюдения в степных сообществах с учетом морфологии и биологии растений // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 9. С. 1271—1281.

Беспалова З. Г. Цветение и плодоношение некоторых полыней Центрального Казахстана // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 2. С. 223—229.

Гамаюнова А. П. К биологии полыни цитварной // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 6. 1959. Вып. 7. С. 311—313.

Голубева И. В. Цветение и плодоношение некоторых полыней Центрального Казахстана // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 2. С. 212—219.

Ишмуратова М. Ю., Мангазбаева Г. З., Адекенов С. М. Семенная продуктивность *Artemisia glabella* Kar. et Kir. в природе и культуре // Наука и образование — ведущий фактор стратегии «Казахстан-2003». Тез. докл. Межд. науч.-практ. конф. Караганда, 2000. С. 603—605.

Ишмуратова М. Ю., Ситпаева Г. Т. К вопросу распространения *Artemisia glabella* Kar. et Kir. // Проблемы вида и видообразования. Тез. докл. 1-й Межд. ботан. конф. Томск, 2000. С. 64—65.

Конычева В. И. О цветении полыней *Artemisia turanica* Krasch. и *A. diffusa* Krasch. ex Polajk. // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 4. С. 567—570.

Крылов П. И. Полынь — *Artemisia* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1949. Вып. 2. С. 2760—2822.

Мангазбаева Г. З. К биологии цветения полыни гладкой // Проблемы охраны растительного мира Сибири. Тез. докл. Межд. конф. Новосибирск, 2001. С. 69—70.

Носова Л. И. Потенциальная семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* Rupr. (*Compositae*) // Бот. журн. 1973. Т. 38. № 6. С. 899—904.

Носова Л. И. Цветение и плодоношение *Artemisia rhodantha* Rupr. — доминанта высокогорных пустынь // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 2. С. 226—234.

Носова Л. И. Семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* Rupr. (*Compositae*) на Памире // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 4. С. 568—575.

Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1993. Т. 10. 690 с.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. Л., 1960. Вып. 2. С. 9—19.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7—20.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций. М.; Л., 1967. 122 с.

Флора Казахстана. Алма-Ата, 1966. Т. 9. 425 с.

SUMMARY

The peculiarities of flowering and fruiting of *Artemisia glabella* both in nature and under cultivation were studied for the first time in the Central Kazakhstan (Karaganda Region). The species is characterised by long budding and fruiting periods (1.5—2 months each). Its flowering proceed depending on weather conditions. Seed forming proceeds more intensely in warm and dry years and slows down in cold years. The productivity of *A. glabella* in nature was 9770—66 760 flowers and 5270—35 350 seeds per plant; under cultivation 80 150—323 170 and 15 130—172 320 respectively. The quality of *A. glabella* seeds depends on weather conditions during its flowering and fruiting.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.279.2

© Г. И. Родионенко

OPHIOIRIS – НОВЫЙ РОД СЕМЕЙСТВА *IRIDACEAE*

G. I. RODIONENKO. *OPHIOIRIS*, A NEW GENUS OF THE FAMILY *IRIDACEAE*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Ботанический сад
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 06.06.2003
Окончательный вариант получен 16.02.2004

Редкий вид флоры Китая *Iris anguifuga,* описанный в 1980 г. Y. T. Zhao et X. J. Xue, обладает не встречающимся у других видов рода *Iris* клубневидным корневищем и наличием одной брактеи при основании цветка, в то время как всем остальным видам безбородых ирисов свойственно не менее двух брактей. Последний признак носит явно анцестральный характер. Другие примитивные признаки прослеживаются также и в строении цветка. Это дает основание для выделения нового монотипного рода в сем. *Iridaceae.*

Ключевые слова: новый род, *Ophioiris*, *Iridaceae.*

Genus Ophioiris (Y. T. Zhao) Rodionenko comb. et stat. nov. — *Iris* sect. *Ophioiris* Y. T. Zhao, 1980, Acta Phytotax. Sin. 18, 1 : 56.

A generis *Iris* L. speciebus praesentia spathae unicae, styli ramis planis (non sulcatis), rhizomatibus globuliformibus differt. — Genus monotypicum.

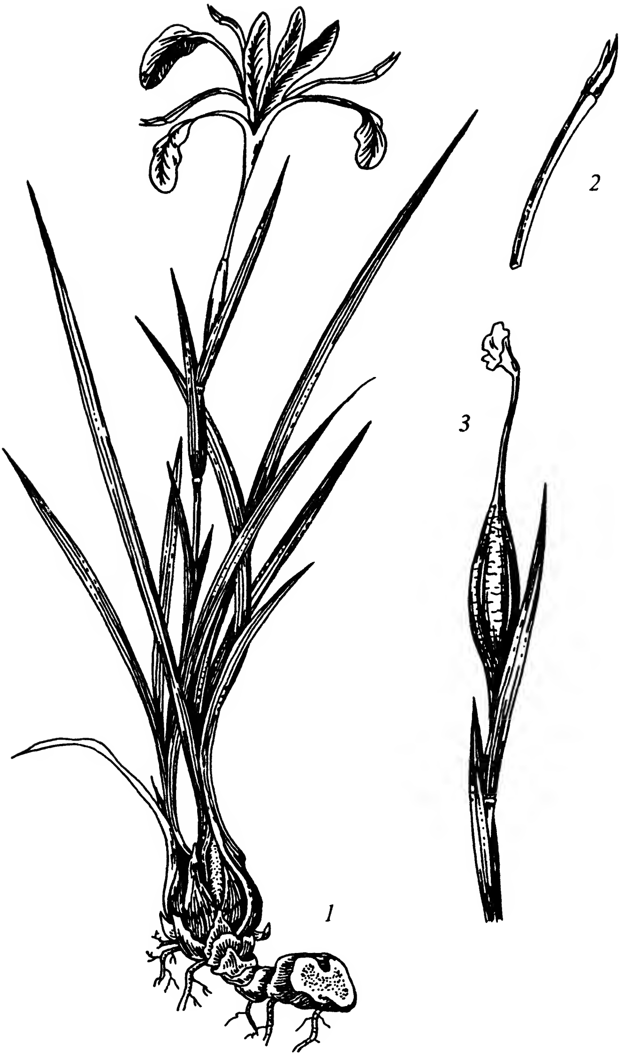
Typus: *Ophioiris anguifuga* (Y. T. Zhao et X. J. Xue) Rodionenko (=*Iris anguifuga* Y. T. Zhao et X. J. Xue) (см. рисунок).

Многолетние травянистые растения с клубневидным корневищем. Листья линейные, остроконечные. Цветонос одноцветковый, равный листьям или превышающий их. Брактея одна. Трубка околоцветника тонкая, со слабо выраженной нектаротекой. Наружные доли околоцветника с небольшим отгибом и узким длинным ноготком, внутренние — узколанцетные. Лопасти столбика плоские, почти равные по длине ноготку; надрыльцевые гребни узкие, заостренные. Коробочка трехгранная, веретеновидная, с длинным остроконечием. Семена шаровидные.

От видов рода *Iris* отличается наличием только одной брактеи на цветоносе, плоскими, а не желобчатыми лопастями столбика, клубневидным вздутием у корневища. — Род монотипный.

Ophioiris anguifuga (Y. T. Zhao et X. J. Xue) Rodionenko comb. nov. — *Iris anguifuga* Y. T. Zhao et X. J. Xue, 1980, Acta Phytotax. Sin. 18, 1 : 56.

Многолетнее травянистое растение с клубневидным корневищем. Листья линейные, остроконечные, 20—30 см дл., 5—7 мм шир., с одной листочкоподобной брактеей. Цветок фиолетовый, около 10 см в диам. Трубка околоцветника тонкая, 3 см дл., со слабо вздутой верхней частью. Наружные доли околоцветника с небольшим отгибом, с узким длинным ноготком, внутренние — узколанцетные. Лопасти столбика плоские, почти равные длине ноготка. Надрыльцевые гребни узкие, заостренные. Коробочка трехгранная, веретеновидная, 5.5—7 см дл., 1.5—2 см



Ophioiris anguifuga (Y. T. Zhao et X. J. Xue) Rodionenko.
1 — общий вид, *2* — лопасти столбика, *3* — коробочка.

в диам., с длинным остроконечием. Семена шаровидные, 4—5 мм в диам. Цветет в апреле; плодоносит в мае—июне.

Описан из Китая (провинция Хубей (Hubei): Ксиник (Xianning)). Тип в Китае (in Herbarium University Peudag Jilin).

В природе встречается в Китае, в провинциях Аньхой (Anhui), Хубей (Hubei) и Гуанси (Guagxi).

Рассматривая род *Iris* L. sensu lato, следует сказать, что к числу наиболее значимых ботанических открытий последних лет следует отнести *Iris anguifuga*, описанный китайскими ботаниками Y. T. Zhao и X. J. Xue в 1980 г. Удивительно, что это растение, культивируемое в Китае уже многие десятилетия, а, возможно, и столетия, и используемое в народной медицине (Waddick, 1992), так поздно получило научное описание.

В особенностях строения *O. anguifuga* можно обнаружить элементы примитивности — трубка его околоцветника лишь слегка расширенна в верхней части. Это свидетельствует о том, что нектаротека у него находится в зачаточном состоянии. Лопасти столбика этого растения, будучи плоскими, а не желобчатыми, как у видов рода *Iris*, недостаточно защищают пыльники от дождя и насекомых, использующих пыльцу и нектар, но не участвующих в процессе опыления цветка.

Существенным отличительным признаком рассматриваемого вида является наличие на цветоносе только одной брактеи, напоминающей укороченный стеблевой лист. Этот признак подчеркивает необычайную примитивность вида, поскольку защитной функции для завязи такая брактея еще не выполняет.

Чрезвычайная легкость зрелых коробочек при ломкости цветоноса говорит о возможности наличия у этого вида анемохории.

Иное строение имеют и ризомы этого оригинального вида. Они состоят из тонких столоновидных частей и резко вздутых клубневидных образований.

Подводя итог сказанному, следует отметить, что в процессе приспособительной эволюции перестройке подверглась в большей степени подземная часть *O. anguifuga* при сохранившихся примитивных признаках генеративной сферы растения. По-видимому, этот примитивизм и привел к пониженной конкурентной способности вида и сокращению его численности в природных условиях.

Своеобразие *O. anguifuga* подчеркивают и особенности его вегетации. Как пишет Y. T. Zhao (1992), «Растение зеленое зимой, сухое летом». Начало вегетации приходится на конец лета—начало осени. Весной *O. anguifuga* продолжает вегетацию, цветет, но уже в мае желтеет и уходит на покой. Таким образом, этому растению свойственна высокая интенсивность весенней вегетации, когда оно за короткий срок успевает сформировать и цветонос, и цветок, и коробочки, и отложить в корневище достаточный запас питательных веществ.

В заключение остановимся на еще одной особенности *O. anguifuga*, отраженной как в видовом, так и в родовом названии. «*Ophioiris* » — «змееирис», а «*anguifuga*» в переводе с латинского «змея» и «бежать». Как отмечает J. Waddick (1992), именно необычный ритм вегетации позволил связать это растение со змеями. Начало вегетации *O. anguifuga* совпадает с уходом змей на покой, конец вегетации — с весенним пробуждением этих рептилий от зимней спячки. С давних времен в Китае считается, что этот многолетник отпугивает змей, недаром одно из его народных названий — «Враги никогда не встречаются». Их «враждебное» отношение друг к другу подтверждается и успешным применением корневищ *O. anguifuga* для лечения от змеиных укусов. В народной медицине это растение используется и в качестве слабительного средства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Waddick J. W. Chinese Iris in the Wild and in the Garden // Iris of China. 1. Portland, Oregon, 1992. P. 17—69.

Zhao Y. T. The Iris of China // Iris of China. 2. Portland, Oregon, 1992. P. 73—192.

SUMMARY

A rare species of the Chinese flora *Iris anguifuga*, described in 1980 by Y. T. Zhao and X. J. Xue, has a tuber-like rhizome, not possessed by other *Iris* species. In addition, *I. anguifuga* has one bract at the flower base, while the other beardless species of the genus have at least two bracts. The latter character has a clearly ancestral nature. Other primitive characters can be traced also in the flower structure. This makes ground for distinguishing a new monotypic genus in the family *Iridaceae*.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29(470.21)

© **Г. П. Урбанавичюс,[1] И. Н. Урбанавичене[2]**

RHIZOCARPON FURFUROSUM (*RHIZOCARPACEAE*, *ASCOMYCOTA*) — НОВЫЙ ВИД ЛИШАЙНИКА ДЛЯ РОССИИ

G. P. URBANAVICHUS, I. N. URBANAVICHENE. *RHIZOCARPON FURFUROSUM* (*RHIZOCARPACEAE, ASCOMYCOTA*), A LICHEN SPECIES NEW TO RUSSIA

[1] Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. А. Н. Аврорина КНЦ РАН
Мурманская обл. Кировск-6
E-mail: urban@aprec.ru
[2] Байкальский государственный природный биосферный заповедник
пос. Танхой, Кабанский р-н, Республика Бурятия, 671220
Поступила 19.02.2004

Приводятся данные о новом для флоры России виде лишайника — *Rhizocarpon furfurosum*, обнаруженном на территории Лапландского заповедника, в Мурманской обл. Представлена карта ареала.
Ключевые слова: лишайник, *Rhizocarpon furfurosum*, Лапландский заповедник, Мурманская обл., Россия.

При изучении флоры лишайников Лапландского заповедника (Мурманская обл.) летом 2003 г. нами был обнаружен *Rhizocarpon furfurosum* H. Magn. et Poelt, неизвестный ранее для территории России (Определитель..., 2003). Этот очень редкий в мире вид лишайника является единственным представителем из рода *Rhizocarpon* с изидиозно-гранулярным (бластидиозным) талломом.

Как указывается в литературе, находки данного вида обычно связаны с горными породами, содержащими тяжелые металлы (медь, железо и пр.). Например, в Германии вид *Rhizocarpon furfurosum* входит в сообщество, образуемое феррофильным видом *Acarospora sinopica* (Wahlenb.) Körb. (Purvis, Halls, 1996). Совместно с ним в этом сообществе отмечены *Lecanora gisleriana* Müll. Arg. em. J. Steiner, *L. polytropa* (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh., *Rhizocarpon oederi* (Weber) Körb., *R. ridescens* (Nyl.) Zahlbr., *Scoliciosporum umbrinum* (Ach.) Arnold, *Umbilicaria hirsuta* (Sw. ex Westr.) Hoffm. В Великобритании для Англии и Уэлса совместно с *Rhizocarpon furfurosum* указаны *Acarospora sinopica*, *Lecanora polytropa*, *Rhizocarpon oederi*, *Scoliciosporum umbrinum* (Purvis, Halls, 1996).

Поскольку вид впервые указывается для России, приводим его уточненное описание, согласно нашим образцам.

Таллом до 6 см в диам., от тонкого до довольно толстого, состоит из плотно сгруппированных или рассеянных (особенно в краевой зоне) выпуклых ареол; иногда несколько талломов сливаются в непрерывную корочку (рис. 1). Ареолы 0.3—0.5(1) мм шир. и 0.3 мм выс., коричневато-серого, темно-серого, серо-коричневатого или темно-коричневого цвета, неровные, с гранулярной поверхностью. На поверхности и по краю ареол образуются изидиеподобные выросты (папиллы), вначале ограниченные, с коровым слоем, впоследствии кора на кончиках разрушается, изидии становятся соредиеподобными и сливаются (в местах разрушенных

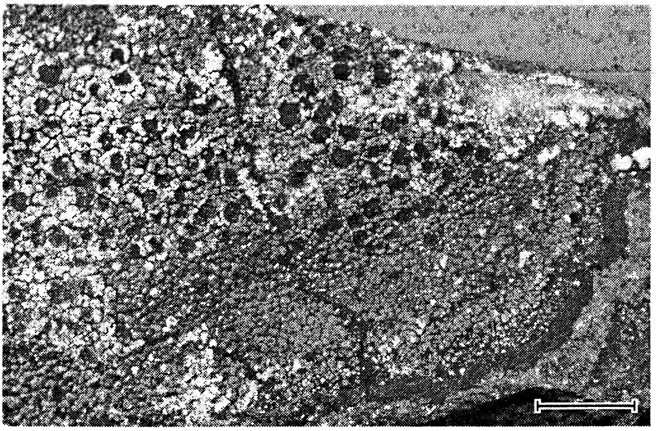


Рис. 1. Внешний вид таллома *Rhizocarpon furfurosum* с апотециями.
Масштабная линейка — 1 см.

папилл таллом приобретает более светлую окраску). Край таллома ясно зонирован, с выступающим подслоевищем темно-бурого или черного цвета.

Апотеции в наших образцах развиваются обильно (по литературным указаниям — редко), но не на всех талломах, округлые, 0.4—1 мм в диам., черные, без налета, слегка возвышаются над ареолами. Диск изначально плоский, затем слабо выпуклый с выраженным краем, который позже становится более сглаженным. Эпигимений коричневый, содержит кристаллы, частично растворимые в едком калии KOH. Гимений 70—120 мкм выс., бесцветный, иногда в верхней части слегка коричневатый. Гипотеций темно-коричневый до черного, от K не изменяется. Эксципул от узкого до довольно широкого, по внешнему краю темно-коричневый, внутри более светлый, содержит кристаллы, частично растворимые в K. Сумки булавовидные, 80—120 × 20—30 мкм, содержат по 8 спор. Споры 4—8-клеточные или слабо муральные, бесцветные, 14—24 × 7—12 мкм (у наших образцов 20—25 × 10—15 мкм). Пикнидии не найдены.

Кора и сердцевина от K и C не изменяются или слегка желтеют от K (у наших образцов K + желт.); от P желтеет. Эпигимений и эксципул желтеют от K; эксципул желтеет от P. Содержит стиктовую кислоту.

В Мурманской обл. *Rhizocarpon furfurosum* обнаружен в Мончегорском р-не, на территории Лапландского заповедника (32°28′ с. ш., 67°42′ в. д.) — горный массив Чуна-тундра, вершина горы Руапнюн, 685 м над ур. м., каменистая тундра, на камне. 27 VIII 2003. Г. П. Урбанавичюс, № 04-0045, L1055. Образцы хранятся в гербарии Полярно-Альпийского ботанического сада-института Кольского научного центра РАН (KPABG) и в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Rhizocarpon furfurosum в Лапландском заповеднике отмечен нами со следующими видами лишайников — *Allantoparmelia alpicola* (Th. Fr.) Essl., *Buellia badia* (Fr.) A. Massal., *Lecanora polytropa*, *Porpidia flavicunda* (Ach.) Gowan, *P. melinodes* (Körb.) Gowan et Ahti, *P. tuberculosa* (Sm.) Hertel et Knoph, *Pseudephebe pubescens* (L.) M. Choisy, *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC.

Согласно литературным данным (Poelt, 1955), у *Rhizocarpon furfurosum* широко варьирует цвет таллома — от темно-коричневого, коричневого до серо-коричневого и серого (Purvis et al., 1992; Wirth, 1995). Цвет таллома лишайника, собранного

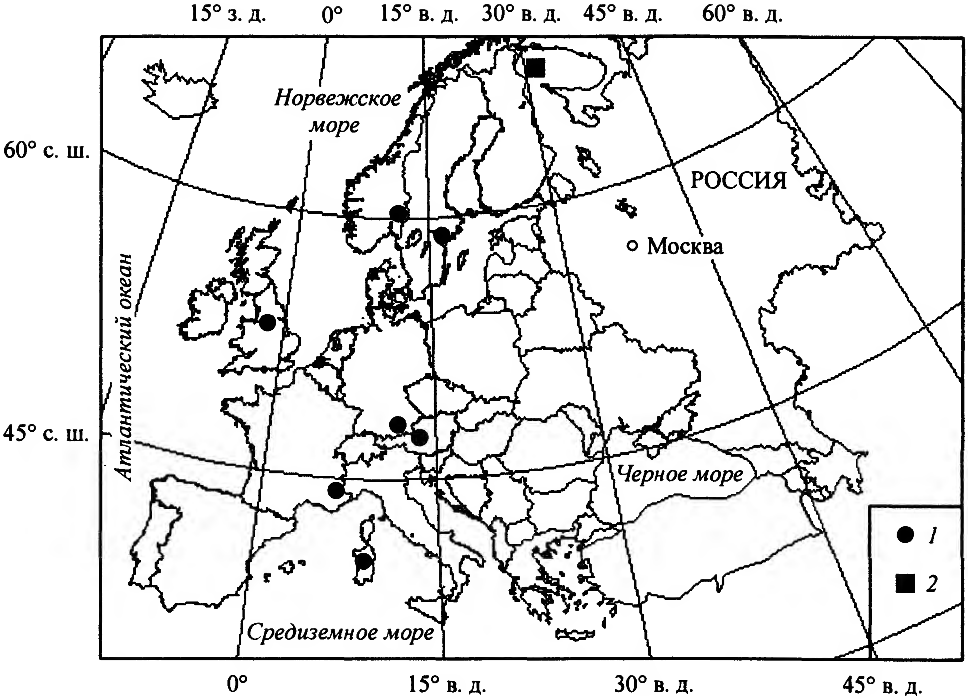


Рис. 2. Распространение *Rhizocarpon furfurosum* в мире (*1*) и местонахождение в России (*2*).

нами в Мурманской обл., преимущественно серо-коричневый, местами до темно-серого. В местах с обломанными изидиеподобными выростами поверхность таллома имеет беловато-серую гранулярную соредиеподобную структуру — так выглядят бластидии *Rhizocarpon furfurosum*.

Rhizocarpon furfurosum, описанный из Восточных Альп Австрии (Poelt, 1955), был обнаружен и в других европейских странах — Германии (очень редкий для Земли Baden-Württembergs), Франции (юго-восток), Италии (о-в Сардиния — очень редко). Впоследствии этот вид был найден в Великобритании (Англия) — в районе старых медных рудников совместно с видами, являющимися индикаторами тяжелых металлов (Purvis, James, 1985). В Скандинавии вид достоверно известен из Швеции (Södermanland) и Норвегии (Akershus) — в провинциях, расположенных в южной части полуострова (Santesson, 1993). Таким образом, наша находка *Rhizocarpon furfurosum* представляет самое северное местонахождение вида в мире (рис. 2).

Благодарности

Авторы искренне признательны администрации и сотрудникам Лапландского биосферного заповедника за поддержку исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Определитель лишайников России. Вып. 8. Бацидиевые, Катиляриевые, Леканоровые, Мегалариевые, Микобилимбиевые, Ризокарповые, Трапелиевые. СПб., 2003. 277 с.

Poelt J. Flechten der Schwarzen Wand in der Grossarl. // Verhandl. der Zool.-Bot. Gesell. in Wein. 1955. Vol. 95. P. 107—113.

Purvis O. W., Halls C. A review of Lichens in metal-enriched environments // Lichenologist. 1996. Vol. 28. P. 571—601.

Purvis O. W., James P. W. Lichens of the Coniston copper mines // Lichenologist. 1985. Vol. 17. P. 221—237.

Purvis O. W., James P. W., Hotlan-Hartwig J. et al. *Rhizocarpon* // The lichen flora of Great Britain and Ireland. London, 1992. P. 531—542.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Wirth V. Die Flechten Baden-Württembergs. Stuttgart, 1995. Teil 1—2. 1006 p.

SUMMARY

A lichen species new to Russia, *Rhizocarpon furfurosum* H. Magn. et Poelt, was found in Murmansk Region on Chuna-Tundra Mountains (south-eastern part of Laplandsky Nature Reserve). Description, data on ecology and distribution of the species are given.

УДК 582.33 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© А. Д. Потемкин

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О ПЕЧЕНОЧНИКАХ (*HEPATICAE*) ОСТРОВА ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ (АРХИПЕЛАГ СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ)

A. D. POTEMKIN. FIRST DATA ON THE LIVERWORTS (*HEPATICAE*) OF ISLAND OF OKTYABR'SKOY REVOLYUTSII (SEVERNAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: Potemkin_Alexey@mail.ru
Поступила 16.03.2004

На основании изучения коллекций И. Н. Сафроновой и М. В. Гаврило (более 100 образцов) из 5 точек о-ва Октябрьской Революции (архипелаг Северная Земля) приводятся 15 видов печеночников, относящихся к 9 родам и 6 семействам порядка *Jungermanniales*. *Scapania ligulifolia* впервые указывается для Северной Земли. Список аннотирован данными по распространению и экологии видов на острове, встречаемости, обилию, репродуктивному состоянию, и таксономическими комментариями. Особенности выявленного видового состава печеночников острова по сравнению с более южным о-вом Большевик проявляются в преобладании кальце- и базифильных видов над ацидофильными и обусловлены эдафическими условиями изученных территорий, а также отсутствием специальных сборов из центральных и южных районов острова.

Ключевые слова: *Hepaticae*, флора, полярные пустыни, Арктика, о-в Октябрьской Революции, о-в Большевик, архипелаг Северная Земля.

Остров Октябрьской Революции, самый крупный остров архипелага Северная Земля, расположен к северо-западу от о-ва Большевик и к юго-востоку от о-ва Комсомолец и простирается примерно от 78°30′ до 80°20′ с. ш. и от 93° до 100° в. д.

Несмотря на более чем 70-летнюю историю изучения мохообразных архипелага Северная Земля (см.: Короткевич, 1958; Андреев и др., 1993), данные о печеночниках о-ва Октябрьской Революции до настоящего времени отсутствовали (Potemkin, 2000).

Материалом для настоящего исследования явились коллекции, собранные И. Н. Сафроновой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова (РАН)) в июле—августе 1975 г. на мысе Ватутина п-ова Жилого (I) и М. В. Гаврило (Арктический и Антарктический научно-исследовательский институт) в те же месяцы 1985 г. на правом берегу р. Гремящей (II), у подножия горы Серп и Молот (III), на побережье залива Панфиловцев (IV), а также в районе бухты Красной и южного берега р. Красной (V). Точки сборов расположены в прибрежных районах острова: I—IV — в его северо-западной части, а V — в центре северной части.

В результате просмотра более 100 образцов мохообразных сделано 114 определений и выявлено 15 видов печеночников, относящихся к 9 родам и 6 семействам порядка *Jungermanniales*. Приводимый ниже аннотированный список построен по системе, принятой в чек-листе печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР (Konstantinova et al., 1992), с некоторыми изменениями. Объем родов принимается в основном по R. Grolle и D. G. Long (2000), виды в родах расположены по алфавиту. Цитирование авторства таксонов приводится по R. K. Brummitt и C. E. Powell (1992). Для всех видов указываются: встречаемость в образцах — редко (в 1—2), спорадически (в 3—5), часто (в 6—10), очень часто (более , чем в 10 образцах), обилие, пункты сборов (римскими цифрами), местообитания видов, репродуктивное состояние (в случае наличия репродуктивных образований) и данные о гербаризованных репрезентативных образцах — номера геоботанических описаний (оп.) с соответствующими датами сбора (1975 г. — сборы И. Н. Сафроновой и 1985 г. — М. В. Гаврило). Все материалы хранятся в Бриологическом гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Сем. *Trichocoleaceae* Nakai

Blepharostoma trichophyllum (L.) Dumort. — редко, обильно или в примеси, I: в мохово-лишайниковой ячеистой щебнистой тундре на водоразделе между р. Белой и ее притоком и в пятнистой тундре на равнине, среди мхов, *Cephaloziella varians* и *Scapania gymnostomophila*. Оп. 13+, 26 VII 1975; 23, 31 VII 1975.

Сем. *Lophoziaceae* Cavers

Barbilophozia hyperborea (R. M. Schust.) Potemkin — редко, необильно, II: среди *Timmia austriaca* Hedw., с *Cephaloziella varians*, *Arnellia fennica*. Оп. М-2 ОПГ-8, 20 VII 1985.

B. quadriloba (Lindb.) Loeske — очень часто, иногда обильно, I, II, IV: преимущественно в различных щебнистых, главным образом разнотравно-моховых и мохово-лишайниковых, а также пятнистых тундрах, обычно с *Cephaloziella varians*, несколько реже с *Arnellia fennica*, *Leiocolea heterocolpos*, *Scapania gymnostomophila* и другими печеночниками. Однажды отмечены антеридиальные побеги (оп. 13, 26 VII 1975). Оп. 13, 26 VII 1975; 43, 6 VIII 1975; М-4 ОПГ-3, без даты; М-3 ОПГ-12, 28 VII 1985.

Для растений, отмеченных на о-ве Октябрьской Революции, характерно частое развитие морфотипов желтовато-коричневатой окраски со сравнительно слабо папиллозной кутикулой и преимущественно 3-лопастными листьями, разделенными на 2/5—1/2 длины на более широкую дорсальную и более узкие вентральные лопасти. На первый взгляд, они могут напоминать *B. binsteadii* (Kaal.) Loeske, от которой легко отличаются наличием характерных для *B. quadriloba* крупных амфигастриев. Таксономический статус указанных морфотипов требует специального исследования.

Leiocolea heterocolpos (Thed. ex Hartm.) H. Buch var. *heterocolpos* — часто, необильно I, II: преимущественно в разнотравно-мохово-лишайниковых щебнистых и пятнистых тундрах среди мхов с *Barbilophozia quadriloba* и другими кальцефильными печеночниками. Оп. 31, 3 VIII 1975; 49, 7 VIII 1975; М, 10 VII 1985; М-3 ОПГ-12, 28 VII 1985.

Leiocolea heterocolpos var. *arctica* (S. W. Arnell) S. W. Arnell — редко, но достаточно обильно, I: среди мхов с *Barbilophozia quadriloba* в мятликовом мохово-лишайниковом сообществе и среди мхов в разнотравно-злаково-мохово-лишайниковой пятнистой тундре. Однажды (оп. 56, 7 VIII 1975) с периантиями. Оп. 56, 7 VIII 1975; 67, 23 VIII 1975.

Lophozia excisa (Dicks.) Dumort. — редко, необильно, I : в пятнистой тундре на небольшом водораздельном плато и разнотравно-мохово-лишайниковой тундре на склоне водораздела северной экспозиции среди мхов вместе с *B. quadriloba* и другими печеночниками. С выводковыми почками. Оп. 16, 28 VII 1975; 43+, 6 VIII 1975.

L. jurensis Meyl. ex Müll. Frib. (= *L. latifloia* R. M. Schust.) — спорадически, необильно, I: среди мхов и лишайников на щебнисто-каменистой россыпи с *Cephaloziella varians* и *Barbilophozia quadriloba*; среди мхов на моренной террасе и в щебнистой полигональной мохово-разнотравной тундре. Однажды (оп. 35, 04 VIII 1975) с выводковыми почками. Оп. 1, 22 VII 1975; 4, 25 VII 1975; 35, 4 VIII 1975.

L. polaris (R. M. Schust.) R. M. Schust. et Damsh. (= *L. major* (C. E. O. Jensen) Schljakov) — часто, преимущественно необильно, I, III: в разнотравно-лишайниково-моховых, моховых и пятнистых тундрах. Оп. 9, 25 VII 1975; М, 6 VIII 1985; М, 17 VII 1985; 17 VII 1985. Всегда с выводковыми почками.

Tritomaria quinquedentata (Huds.) H. Buch — часто, обильно или в виде примеси, I: среди мхов и печеночников, в пятнистых тундрах, на морской террасе. Оп. 4, 25 VII 1975; 17, 28 VII 1975.

Сем. *Jungermanniaceae* Rchb.

Jungermannia polaris Lindb. — часто, необильно, II, IV, V: в полосчатом разнотравно-мохово-лишайниковом сообществе, на морене ниже ледника Вавилова и 2 образца без указания местонахождения, среди мхов, однажды на обнаженной почве вместе с *Cephaloziella varians*, *C. grimsulana*, *Barbilophozia quadriloba*, *Scapania gymnostomophila* и другими печеночниками. Оп. М-1 ОПГ-16, 15 VIII 1985; М-2, 5 VII 1985. Однажды (оп. М-1 ОПГ-16, 15 VIII 1985) с ювенильными периантиями.

Сем. *Scapaniaceae* Mig. emend. Potemkin

Scapania ligulifolia R. M. Schust. — редко, необильно, I: в разнотравно-мохово-лишайниковой и разнотравно-лишайниково-моховой полигональных щебнистых тундрах среди мхов с *Barbilophozia quadriloba*, *Cephaloziella varians* и другими печеночниками. С выводковыми почками. Оп. 40, 5 VIII 1975; 43, 6 VIII 1975 (cf.). Первое указание для Северной Земли.

Изученные растения отличаются от *S. gymnostomophila*, с которой могут вместе произрастать, бóльшим числом масляных тел, по 2—5 в клетках середины листа, немного более крупными выводковыми почками, 13—17 × 21—25(34) мкм, варьирующими по окраске от неокрашенных до коричневых, и более прозрачным внешним видом, обусловленным несколько более крупными клетками. Размер выводковых почек у изученных растений мельче, чем у описанных из Американской Арктики (Schuster et al., 1959), и в значительной степени перекрывается с размером выводковых почек *S. gymnostomophila*, что не позволяет полагаться на этот признак сам по себе. В связи с этим одним из наиболее надежных отличительных признаков в данном случае, по-видимому, является число масляных тел, которое у *S. ligulifolia* варьирует от 2 до 5 в клетках середины листа, а у *S. gymnostomophila*, как правило, не превышает 2. Вместе с тем следует отметить спорадически встречающиеся зачаточную зубчатость и папиллозность края листа, не свойственные *S. gymnostomophila*.

S. gymnostomophila Kaal. — очень часто, необильно, I, II, IV, 2 образца без указания местонахождений: среди мхов и кальцефильных печеночников в мохово-лишайниковых щебнистых тундрах различного типа и пятнистой тундре. Обычно с выводковыми почками. Оп. М-3 ОПГ-8, 20 VIII 1985; М-1 ОПГ-12, 28 VII 1985; 23, 31 VII 1975; 46, 6 VIII 1975; 49, 7 VIII 1975; 55, 7 VIII 1975.

Вид представлен в основном f. *incurva* (Bryhn) R. M. Schust. Характерной чертой растений с о-ва Октябрьской Революции является частое развитие ими более или менее утолщенных стенок краевых клеток листа, что также отмечалось для растений с о-ва Элсмир (Schuster et al., 1959: 45), но не свойственно растениям вида из более южных местонахождений.

S. obcordata (Berggr.) S. W. Arnell — редко, необильно, III: среди мхов в группировке с *Cephaloziella grimsulana*. С выводковыми почками. Оп. 17 VII 1985.

Сем. *Arnelliaceae* Nakai

Arnellia fennica (Gottsche) Lindb. — очень часто, нередко обильно, I, II, V, 2 образца без указания местонахождения: в пятнистых, разнотравно-мохово-лишайниковых полигональных щебнистых и разнотравно-злаково-лишайниково-моховой тундрах, среди мхов вместе с *Barbilophozia quadriloba*, *Cephaloziella varians*, *Jungermannia polaris*, *Scapania gymnostomophila*, *Tritomaria quinquedentata*. Оп. 12, 26 VII 1975; 16, 28 VII 1975; 47, 6 VIII 1975; М, 10 VII 1985.

Сем. *Cephaloziellaceae* Douin

Cephaloziella varians (Gottsche) Steph. (= *C. arctica* Bryhn et Douin) — самый часто встречающийся на острове печеночник, нередко обилен, I, II, IV, V: в разнотравно-мохово-лишайниковых, щебнистых, пятнистых, разнотравно-моховой кочкарной тундрах, на щебнисто-каменистых россыпях и в некоторых других типах сообществ, среди мхов, кальце- и базифильных печеночников. Однажды (оп. М-1 ОПГ-12+, 28 VII 1985) со следами выводковых почек. Оп. 3, 23 VII 1975; 7, 25 VII 1975; М, 10 VII 1985; М-2, ОПГ-15, 15 VIII 1985.

Ранее вид был известен под названием *C. arctica*, которое, как показали исследования R. Ochyra и J. Váňa (1989), подтвержденные R. M. Schuster (1996), является более поздним синонимом *C. varians* (Bednarek-Ochyra et al., 2000).

C. grimsulana (J. B. Jack ex Gottsche et Rabenh.) Lacout. — часто, нередко обильно, III, IV, V: в моховых и разнотравно-лишайниково-моховых сообществах, среди мхов и кальцефильных печеночников, в том числе *C. varians*. 17 VII 1985; ОПГ-16, 15 VIII 1985.

Выявленный видовой состав печеночников о-ва Октябрьской Революции является неполным, поскольку сборы носили случайный характер, обычно печеночники собирались вместе с листостебельными мхами. Число видов печеночников, отмеченных для о-ва Октябрьской Революции, почти в 3.5 раза меньше, чем для о-ва Большевик (15 против 52) (Potemkin, 2000; Потемкин, неопубл.), хотя богатство флоры цветковых растений, по неопубликованным последним данным И. Н. Сафроновой для о-ва Октябрьской Революции (личн. сообщ.) и Н. В. Матвеевой для о-ва Большевик (личн. сообщ.) примерно одинаково. Бедность видового состава может быть связана с изученностью только северных приокеанических частей острова и отсутствием данных по южным территориям, а также с неисследованностью увлажненных участков близ рек в центральной части острова, характеризующихся, согласно Е. С. Короткевичу (1958), наибольшим видовым разнообразием сосудистых растений.

Выявленные 15 видов относятся к 9 родам и 6 семействам порядка *Jungermanniales*. Представители других порядков в сборах не обнаружены. Спектр семейств достаточно типичен для высокоарктических флор печеночников. Семейство *Lophoziaceae*, доминирующее по числу видов в арктических региональных флорах, представлено наиболее богато — 4 родами и 7 видами. Семейство *Scapaniaceae* включает 3 вида, *Cephaloziellaceae* — 2, остальные семейства (*Arnelliaceae*, *Jungermanniaceae*, *Trichocoleaceae)* — по одному виду. Один из видов, *Scapania ligulifolia*, является новым для архипелага. Особенностью выявленного видового состава является преобладание числа кальце- и базифильных видов (их 2/3 или 10), тогда как на о-ве Большевик их менее 1/3 выявленного видового состава (16/51). Лишь 5 видов на о-ве Октябрьской Революции (*Blepharostoma trichophyllum*, *Lophozia excisa*, *L. jurensis*, *Scapania obcordata*, *Tritomaria quinquedentata*) имеют значительно более широкую экологическую амплитуду. Активность кальцефильных печеночников на о-ве Октябрьской Революции по сравнению с о-вом Большевик значительно выше, что, по-видимому, является отражением эдафической специфики острова. Обычны здесь *Arnellia fennica*, *Barbilophozia quadriloba* и *Scapania gymnostomophila* — виды, более или менее редкие или спорадически встречающиеся на о-ве Большевик. Показательно, что на о-ве Октябрьской Революции не выявлены виды рода *Gymnomitrion* Corda, характеризующиеся высоким обилием на о-ве Большевик, а также — *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trev. Их отсутствие может быть объяснено недостаточной изученностью пятнистых тундр и нивальных местообитаний, с одной стороны, и значительной обогащенностью почв известью — с другой.

Подавляющее большинство образцов выявленных видов стерильны. Лишь у *Leiocolea heterocolpos* var. *arctica* и *Jungermannia polaris* обнаружены периантии, а у *Barbilophozia quadriloba* — андроцеи. Выводковые почки отмечены у 7 видов. Показательно, что образование выводковых почек обычно необильное. Вместе с тем вегетативное размножение здесь, как и в других регионах Арктики, у многих видов происходит, по-видимому, за счет переноса обламывающихся частей побегов и их последующей регенерации.

Таким образом, полученные первые данные о печеночниках о-ва Октябрьской Революции свидетельствуют о необходимости выполнения дальнейших исследований. Особенности таксономического состава печеночников острова по сравнению с о-вом Большевик проявляются в преобладании кальце- и базифильных видов над ацидофильными и обусловлены эдафическими условиями изученных территорий, а также отсутствием специальных сборов из центральных и южных районов острова. Вместе с тем имеются отличия в активности и морфологии видов.

Благодарности

В заключение выражаю благодарность Н. В. Матвеевой, И. Н. Сафроновой и М. В. Гаврило за предоставленные материалы, разнообразную помощь и советы в ходе подготовки статьи.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 00-04-49439 и 03-04-49400).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П., Афонина О. М., Потемкин А. Д. Мохообразные и лишайники островов Комсомолец и Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 69—79.

Короткевич Е. С. Растительность Северной Земли // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 5. С. 644—663.

Bednarek-Ochyra H., Váňa J., Ochyra R., Lewis Smith R. I. The liverwort flora of Antarctica. Cracow, 2000. 238 p.

Brummitt R. K., Powell C. E. Authors of plant names. Kew, 1992. 732 p.

Grolle R., Long D. G. An annotated check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of Europe and Macaronesia // J. Bryology. 2000. Vol. 22. P. 102—140.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. N. Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 87—127.

Ochyra R., Váňa J. The hepatics of King George Island, with particular reference to the Admiralty Bay region (South Shetland Island, Antarctica) // Polish Polar Research. 1989. Vol. 10. N 2. P. 183—210.

Potemkin A. D. An updated list of liverworts of the Severnaya Zemlya Archipelago (East Siberian Arctic) with description of a new species, *Scapania matveyevae* // Arctoa. 2000. Vol. 9. P. 95—100.

Schuster R. M. Studies on *Cephaloziellaceae* IV. On New Zealand taxa // Nova Hedwigia. 1996. Vol. 63. P. 1—61.

Schuster R. M., Steere W. C., Thomson J. W. The terrestrial cryptogams of northern Ellesmere Island // Nation. Mus. Canada. 1959. Bull. 164. P. 1—132.

SUMMARY

First data on the liverworts of Island of Oktyabr'skoy Revolyutsii (Severnaya Zemlya Archipelago) are based on study of over 100 specimens collected by I. N. Safronova and M. V. Gavrilo in five localities in the island in 1975 and 1985 respectively. 15 liverwort species, belonging to 9 genera and 6 families of the order *Jungermanniales*, including *Scapania ligulifolia* R. M. Schust. new for the archipelago, are reported for the island. The taxonomic list is annotated by data on species distribution on the island, frequency, ecology, associated species, reproduction, and representative specimens as well as by taxonomic comments on some species. An analysis of the species list showed that peculiarity of the revealed species composition of the Island of Oktyabr'skoy Revolyutsii in comparison with more southern Bol'shevik Island is predominance of calci- and basiphilous hepatics over acidophilous resulted from edaphic difference of both islands. The povetry of the species list resulted also from absence of liverwort collections from the central and southern regions of the island.

УДК 581.8 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© Т. А. Полякова

О НАХОДКАХ ДВУХ РЕДКИХ ВИДОВ *SPIRAEA* (*ROSACEAE*) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

T. A. POLYAKOVA. ON THE RECORDS OF TWO RARE SPECIES OF *SPIRAEA* (*ROSACEAE*) IN THE RUSSIAN FAR EAST

Ботанический сад АмурНЦ ДВО РАН
675006 Амурская обл., Благовещенск, ул. Ленина, 180
Тел. (4162) 538120
E-mail: garden@ascnet.ru

Поступила 19.01.2004
Окончательный вариант получен 22.03.2004

Приведены сведения о находках *Spiraea dahurica* в Сковородинском р-не Амурской обл. и *S. humilis* в Дальнегорском р-не Приморского края. Дан краткий обзор распространения этих видов.

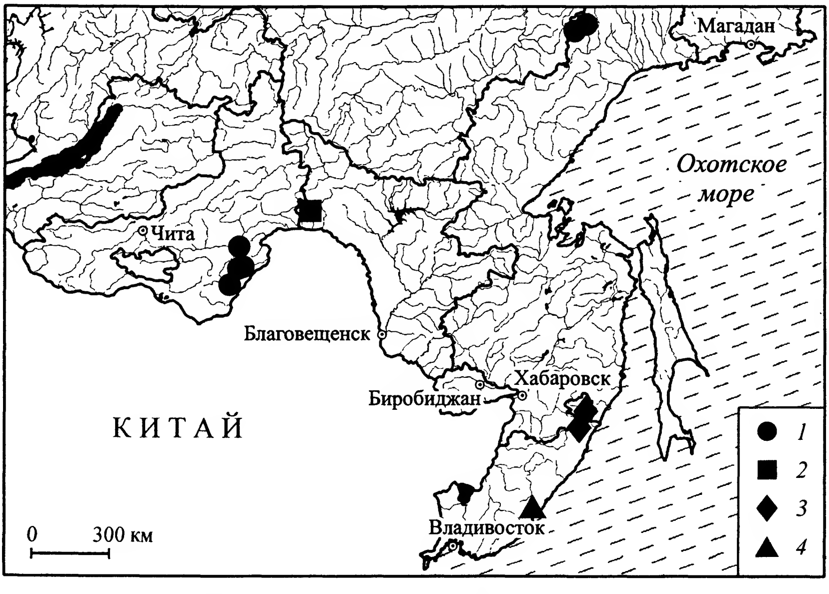
Ключевые слова: *Spiraea dahurica*, *Spiraea humilis*, *Rosaceae*, Амурская обл., Приморский край.

Во время полевых работ в 2003 г. в Амурской обл. в окр. пос. Ерофей Павлович (см. рисунок) была обнаружена *Spiraea dahurica* Maxim. Заросли этого кустарника довольно часто встречаются на каменистом склоне левого берега р. Урка (притока р. Амур в верхнем течении). В середине июля бóльшая часть растений цвела или заканчивала цветение.

Spiraea dahurica отличается от широко распространенной в Евразии (Связева, 1966) *S. media* Schmidt более мелкими размерами листьев, цветков, более короткими генеративными побегами. Поселяется в расщелинах скал, на каменистых склонах, осыпях, остепненных безлесных участках. *S. dahurica* преимущественно восточносибирский вид. Более или менее типичные образцы на Дальнем Востоке России известны только из пограничных с Якутией районов (р. Юдома, север Магаданской обл.), достоверность прочих образцов вызывает некоторое сомнение (Сосудистые растения..., 1996). Ближайшее к пос. Ерофей Павлович местонахождение *S. dahurica* отмечено в Восточном Забайкалье (р. Шилка, верховье р. Боты, каменистая россыпь). Находка *S. dahurica* в окрестностях пос. Ерофей Павлович позволяет включить его в состав флоры Амурской обл.

Другой вид рода — *Spiraea humilis* Pojark. — был обнаружен нами в Дальнегорском р-не Приморского края, в 5 км юго-восточнее д. Смычка (см. рисунок). Около 25 растений произрастало на увлажненном разнотравном лугу. Растения находились в различных фенологических фазах: от бутонизации, начала и окончания цветения до созревания плодов.

S. humilis отличается от близкородственного вида *S. salicifolia* L. высотой кустарника, наличием ржаво-войлочного опушения на молодых побегах и осях соцветия, а также формой метелки. Встречается в лиственничных и березовых лесах, на лесных опушках, гарях и марях, а также по берегам рек и ручьев. На Дальнем Востоке России *S. humilis* распространена преимущественно в Хабаровском крае и на Сахалине; в Амурской обл. зафиксирована единственная точка сбора —



Распространение *Spiraea dahurica* (*1*, *2*) и *S. humilis* (*3*, *4*) на юге Восточной Сибири и Дальнего Востока.

Места сбора: *1*, *3* — по гербарным и литературным данным; *2*, *4* — по данным автора.

пос. Экимчан Селемджинского р-на. Известны несколько мест сбора из северных районов Приморского края. Ближайшее к д. Смычка местонахождение *S. humilis* отмечено в бассейне р. Бикин (среднее течение р. Ада, Пожарский р-н).

В Гербарии Главного ботанического сада РАН (МНА) был найден экземпляр *S. humilis* из Приморского края: «Приморский кр., Тетюхинский р-н, карбонатный участок на р. Нежданке, долина, заросли ив, ольхи. 17.7.64. Чижевская». Но это место сбора не отмечается в региональных сводках (Флора Сибири, 1988; Сосудистые растения..., 1996). Наша находка *S. humilis* в окрестностях д. Смычка отодвигает границу вида на юг.

Немногочисленные находки обоих видов в пределах Амурской обл. и Приморского края позволяют рекомендовать эти растения к внесению в региональные Красные книги.

Собранные образцы переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Связева О. А. География рода *Spiraea* L. в СССР // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 10. С. 1500—1505.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8 / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб., 1996. 383 с.

Флора Сибири. Т. 8. *Rosaceae* / Сост. М. Г. Пименов, Н. В. Власова, В. В. Зуев и др. Новосибирск, 1988. 200 с.

SUMMARY

Data on records of *Spiraea dahurica* in Amur Region and *S. humilis* in the north-earstern Primorsky Region are presented. An outline of the species distribution is given.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

**Н. В. Терёхина,[1] И. А. Корчагина,[1] И. Н. Сафронова,[2]
В. П. Денисенков,[1] С. А. Банарь[1]**

МАРГАРИТА ДМИТРИЕВНА УФИМЦЕВА
(к 75-летию со дня рождения)

N. V. TEREKHINA, I. A. KORCHAGINA, I. N. SAFRONOVA, V. P. DENISENKOV, S. A. BANAR. MARGARITA DMITRIEVNA UFIMTSEVA (TO THE 75TH ANNIVERSARY)

[1] Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.12.2003
Окончательный вариант получен 24.03.2004

Факультет географии и геоэкологии отметил 75-летие Маргариты Дмитриевны Уфимцевой старейшего преподавателя С.-Петербургского государственного университета.

М. Д. Уфимцева (Скарлыгина) родилась 16 декабря 1928 г. в г. Сим Челябинской обл. В 1946 г. поступила на географический факультет Ленинградского государственного университета (ЛГУ). На 4-м и 5-м курсах за достижения в учебе М. Д. получала стипендию им. П. К. Козлова. Уже в студенческие годы начала заниматься научной работой, участвуя в Студенческом научном обществе, которым руководил страстный энтузиаст, исследователь природы Крыма, доцент И. И. Бабков.

В 1951 г., с отличием закончив кафедру ботанической географии, она поступила в аспирантуру. Кандидатская диссертация была посвящена исследованию растительности Степного Крыма. Совместно с почвоведом-географом Н. Н. Дзенс-Литовской, большим знатоком гидрогеологии и почвенного покрова Крымского п-ова, ею были составлены крупномасштабные карты растительности и почв на эту территорию. Диссертация «Основные черты растительного покрова Крымского Присивашья» была успешно защищена в ЛГУ 30 декабря 1954 г.

Сразу после окончания аспирантуры в 1954 г. М. Д. заняла должность ассистента кафедры. Тогда-то и проявилось ее качество — педагога по призванию. За свою многолетнюю педагогическую работу она разработала и читала все основные курсы по специальности «ботаническая география». Ее лекции опирались на полевые исследования в тех районах, где проводилась практика. Несмотря на требовательность, у М. Д. складывались хорошие отношения со студентами, поскольку она вникала в их проблемы и всегда старалась им помочь.

В 1965 г. М. Д. была избрана по конкурсу, а в 1966 г. утверждена в ученом звании доцента по кафедре биогеографии. Под ее руководством выполнялись дипломные и курсовые работы, многие из которых награждены медалями и дипломами I и II степени на городских и Всесоюзных конкурсах на лучшую студенческую работу (по Министерству высшего и среднего образования). М. Д. возглавляла Студенче-

ский научный кружок кафедры, и благодаря ее энтузиазму он славился на факультете. Многие выпускники кафедры сейчас работают в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

М. Д. Уфимцева долгие годы руководила основной спецпрактикой, проходившей на Крымской базе геологического факультета СПбГУ в пос. Трудолюбовка (Предгорный Крым, Бахчисарайский р-н). Зональная спецпрактика проводилась ею во многих регионах страны: Притеррасно-Окском, Воронежском, Центрально-Черноземном, Тебердинском, Ильменском заповедниках, на Южном Урале, в Каракумах и других местах.

Наряду с педагогической деятельностью М. Д. Уфимцева всегда вела большую научную работу. Первые исследования были связаны с изучением ботанико-географических особенностей растительности Степного Крыма. В дальнейшем, под влиянием такого яркого человека, как выдающийся ученый, доктор геолого-минералогических наук М. М. Ермолаев, она посвятила себя биогеохимии. В 1963 г. появилась ее первая публикация в этой области «Биогеохимические исследования и индикаторная роль растительности при поисках полезных ископаемых на Южном Урале». Затем в разные годы велась научная работа по геохимическим поискам полезных ископаемых в Приладожье, Карелии, на Кольском п-ове, Тимане, Забайкалье, в Оренбургской обл.

В 1968 г. М. Д. Уфимцевой было выпущено «Краткое руководство по проведению летней учебной практики по ботанической географии», которое до сих пор является прекрасным учебным пособием по проведению летней практики по ботанической географии. В 1974 г. опубликовано учебное пособие «Введение в ботаническую географию» (совместно с И. И. Абрамовым), в 1976 г. — монография «Биогеохимические особенности медно-колчеданных месторождений Южного Урала» (в соавторстве с В. Б. Черняховым и Г. И. Березкиной). Много лет М. Д. посвятила изучению растительности Омской поймы Иртыша в связи с зарегулированием стока Бухтарминской ГЭС. В результате этой работы вышла в свет монография «Экологические проблемы степных пойм при зарегулированном стоке (на примере омской поймы Иртыша)».

М. Д. Уфимцева с учителями и учениками на юбилее кафедры (1968 г.).

Сидят слева направо: А. А. Корчагин, Е. А. Чекулаева, В. Д. Лопатин. Стоят слева направо: А. А. Ананьева, М. Д. Уфимцева, И. Н. Сафронова, С. Ф. Котова.

Исследования в области биогеохимии растений, геохимической экологии и разработки биогеохимических поисков полезных ископаемых получили высокую оценку среди специалистов-геологов в нашей стране и за рубежом. М. Д. входила в состав Научного совета АН СССР по проблемам микроэлементов в биологии и была членом одной из секций Межведомственного научно-технического совета по комплексным проблемам охраны окружающей природной среды и рационального использования природных ресурсов при ГКНТ. М. Д. Уфимцева и сейчас возглавляет и успешно развивает индикационное направление в ботанической географии в университете, сохраняя традиции с.-петербургской биогеохимической школы. Под ее руководством написаны и успешно защищены кандидатские диссертации Н. С. Шиховой, М. Г. Опекуновой, Д. В. Московченко, Н. В. Терёхиной — специалистов, работающих ныне в разных концах России.

С 1991 г. М. Д. Уфимцева работает старшим научным сотрудником в НИИЗК СПбГУ, где ведет исследования по теме «Оценка экологического состояния городской среды С.-Петербурга методами фитоиндикации». Она участвует в российских и международных симпозиумах и конференциях по биогеохимии, геохимии, дистанционным методам исследования (Лас-Вегас, США, 1996; Москва, 1999; Уппсала, Швеция, 2003).

Ею всегда выполнялась большая общественная работа: долгие годы она была заместителем председателя Совета по экологическому просвещению при правлении Всероссийского общества охраны природы, деканом общественного экологического факультета при Доме научно-технической пропаганды.

М. Д. Уфимцевой опубликовано более 100 научных работ, 3 монографии и 2 учебных пособия. Ниже в библиографическом списке приведены только основные публикации юбиляра.

Маргарита Дмитриевна увлечена не только научно-педагогической деятельностью, но всегда живо интересовалась и интересуется литературой, музыкой, живописью и многим другим. Она и в 75 молода душой!

Желаем юбиляру крепкого здоровья, больших творческих успехов, неиссякаемой энергии и реализации всех задуманных планов.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ М. Д. УФИМЦЕВОЙ

1954. Основные черты растительности Крымского Присивашья. Л.: Изд-во ЛГУ. 24 с.

1958. Залежная растительность Крымского Присивашья // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Геол. и геогр. № 6. Вып. 1. С. 119—131.

1961. Эколого-биологический состав растительных формаций Крымского Присивашья // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Геол. и геогр. № 6. Вып. 1. С. 32—45.

1962. Растительность пойм нижнего течения рек Салгира и Индола. Ч. I // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Геол. и геогр. № 6. Вып. 1. С. 121—139.

1963. Растительность пойм нижнего течения рек Салгира и Индола. Ч. II и III // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Геол. и геогр. № 6. Вып. 1. С. 93—105; № 18. Вып. 3. С. 129—143.

1966. Растительность Орь-Кумакского водораздела: Гл. VI. Рассеяние элементов в растениях; Гл. IX. Биогеохимический метод выявления геохимических аномалий (с приложением); Гл. X // Геохимия ландшафтов юго-восточного Зауралья. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 70—82 с прилож. (Совместно с И. С. Ильиной). С. 124—134, 135—144.

1967. О геологической приуроченности растительных сообществ в западной части Орь-Кумакского водораздела (Южный Урал) // Растительный покров и среда. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 97—179.

1968. Методическое руководство по проведению летней практики по ботанической географии. Л.: Изд-во ЛГУ. 71 с.

1970. Некоторые особенности биогеохимии растений Буруктальского гипербазитового массива (Южный Урал) // Известия ВГО. № 5. С. 459—465. (Совместно с В. Г. Черняховым, Г. А. Березкиной).

1971. О миграции химических элементов, сопутствующих никель-кобальтовому оруденению на примере Буруктальского месторождения (Южный Урал). Ч. I и II // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Геол. и геогр. № 6. Вып. 1. С. 124—134; № 24. Вып. 4. С. 134—149. (Совместно с В. Б. Черняховым, Г. А. Березкиной).

1976. Биогеохимические особенности медноколчеданных месторождений Южного Урала. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 151. (Совместно с В. Б. Черняховым, Г. А. Березкиной).

1979. Геохимическая экология растений // Биогеохимическое районирование и геохимическая экология (Труды Биогеохимической лаборатории). Т. 17. М.: Наука. С. 156—162.

Влияние техногенного загрязнения на уровень содержания канцерогенных элементов — никеля и кобальта в различных компонентах геосистем // Растения и химические канцерогены. Л.: Наука. С. 183—185. (Совместно с И. К. Неждановой, Ю. П. Суетиным).

Пути и формы миграции канцерогенного элемента никеля при различных ландшафтно-геохимических условиях Кольского полуострова // Растения и химические канцерогены. Л.: Наука. С. 190—192. (Совместно с И. К. Неждановой, Ю. П. Суетиным).

1980. Техногенное загрязнение растительного покрова и его эколого-биологический эффект // Тяжелые металлы в окружающей среде. М.: Изд-во МГУ. С. 103—108.

Биологические реакции растений в условиях Чиатурского марганцевого субрегиона биосферы // Биогеохимическое районирование и геохимическая экология (Труды Биогеохимической лаборатории). Т. 18. М.: Наука. С. 142—154. (Совместно с Н. И. Коновой, А. В. Борисовым).

1982. Особенности биогеохимической миграции химических элементов в криогенных ландшафтах Чарской котловины // Геохимия ландшафтов при поисках месторождений полезных ископаемых и охране окружающей среды. Иркутск. С. 24—29. (Совместно с А. В. Лобановой, С. Ю. Затуряевым).

1985. Особенности поглощения тяжелых металлов растениями Южноуральского субрегиона биосферы / Ленингр. ун-т. Л., 1. Деп. в ВИНИТИ 26.08.1985. № 6322-В85 деп. 50 с. (Совместно с М. Г. Опекуновой).

1986. Техногенное загрязнение природных геосистем под воздействием Приозерского ЦБК // Тяжелые металлы в окружающей среде. М. Ч. 2. (Совместно с Д. В. Московченко).

1987. Биологические реакции *Salvia stepposa* Schost. на высокие содержания Cu и Zn в среде обитания // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Геол. и геогр. № 4. С. 77—84. (Совместно с М. Г. Опекуновой).

1989. О взаимосвязи фитогеохимических и эндогенных ореолов на примере сульфидного рудопроявления в никеленосном районе Кольского полуострова // Геохимические исследования ландшафтов Белоруссии и Прибалтики. Минск: Наука. С. 38—42. (Совместно с И. К. Неждановой, Ю. П. Суетиным, Г. Б. Свешниковым).

Современное состояние биогеохимических методов поисков месторождений полезных ископаемых // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. Т. 80. Вып. 2. Прикладная геохимия в геологии и экологии. Л.: Изд-во. Ленингр. ун-та. С. 27—50.

1991. Экологические проблемы степных пойм при зарегулированном стоке (на примере омской поймы Иртыша) (с приложением). Л.: Изд-во ЛГУ. 228 с. (Совместно с А. И. Кузьминым, В. Н. Русаковым).

Системно-иерархический анализ микроэлементного состава фитобиоты ландшафтов // Проблемы геохимической экологии. Тр. Биогеохимической лабор. Т. 22. М.: Наука. С. 120—134.

1998. Albedo of green plantations as diagnostic criterion by ecological estimate of technogenis contamination of city's environment // Annual conference ASPRS-RTI. Tampa, Florida, USA. 1998. P. 235—242. (Совместно с Н. В. Терёхиной).

1999. Биогеохимическая урбоэкология // Вторая Российская школа. Геохимическая экология и биогеохимическое районирование биосферы. М.: Изд-во ГЕОХИ им. Вернадского. С. 147—148.

Content of heavy metal in annual rings of trees as an indicator of contamination in urban environment // Environmental protection of urban and suburban settlements. Novi Sad. Vol. I. P. 389—394.

Многокритериальная оценка экологического состояния городской среды Василеостровского района города Санкт-Петербурга (по материалам исследований НИИЗК и НИИГ СПбГУ) // Интегральная оценка экологического состояния и качества среды городских территорий. СПб.: СПбНЦ РАН-СПб. С. 208—238. (Совместно с Н. В. Терёхиной, А. Н. Огурцовым).

2000. Экспрессный фитоиндикационный метод оценки экологического состояния городской среды. Методическое пособие. СПб.: Изд-во СПб. ун-та. 32 с. (Совместно с Н. В. Терёхиной).

Многокритериальная оценка экологического состояния и устойчивости геосистем на основе метода сводных показателей. V. Интегральная оценка экологического состояния и качества среды урбанизированных территорий // Вестн. СПб. ун-та. Сер. 7. Вып. 4 (№ 31). С. 34—47. (Совместно с Л. В. Александровой, В. Ю. Васильевым, В. В. Дмитриевым, Н. В. Мякишевой, А. Н. Огурцовым, Н. В. Терёхиной, В. Ю. Третьяковым).

2002. Использование космических снимков «Ландсат ТМ» и ГИС-технологий при картографировании растительности особо охраняемых территорий (на примере Юнтоловского заказника) // Дистанционные исследования и картографирование структуры и динамики геосистем / Отв. ред. А. К. Черкашин. Иркутск. С. 114—122. (Совместно с Д. А. Каёхтиным, Н. В. Терёхиной, Д. В. Ионовым).

Quality assessment of wild-growing berries and mushrooms in technogenic impact zone // Zdravstveno besbedna hrana. Eco-konferencija, Novi Sad, Yugoslavia. Vol. 2. P. 287—292. (Совместно с Н. В. Терёхиной, Д. А. Каёхтиным).

2003. Biogeochemical aspects of contamination in zone of metallurgic plant impact (Kola peninsula) // Proc. 7th Int. Conf. on the Biogeochemistry of Trace Elements. Vol. 1. Uppsala, Sweden. P. 173—174. (Совместно с Н. В. Терёхиной, Д. А. Каёхтиным).

Эколого-биогеохимическая оценка территории, прилегающей к озеру Куэтсъярви (зоне техногенного воздействия ГМК «Печенга-Никель») // Экологическое состояние озера Куэтсъярви и прилегающей территории. СПб.: Изд-во «Лема». Ч. II. С. 84—141. (Совместно с Н. В. Терёхиной, Д. А. Каёхтиным).

Биогеохимические критерии оценки экологического риска для здоровья городского населения. Вестн. СПбГУ. Сер. 7. № 7. Вып. 1. С. 99—110. (Совместно с С. А. Банарь).

Reaction of organisms on pollution of urban environment // Environmental protection of urban and suburban settlements. Novi Sad, Yugoslavia. Vol. 1. P. 337—341. (Совместно с С. А. Банарь).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 016 : 58

© Г. К. Хурсевич

(*РЕЦЕНЗИЯ*). ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН: ИСКОПАЕМЫЕ И СОВРЕМЕННЫЕ. Т. II. ВЫП. 3. ИЗД-ВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УН-ТА. 2002. 112 С. 87 ТАБЛ.

G. K. KHURSEVICH. (*A REVIEW*). THE DIATOMS OF RUSSIA AND ADJACENT STATES. FOSSIL AND RECENT. VOL. II. ISSUE 3. ST. PETERSBURG UNIVERSITY PRESS. 2002. 112 P. 87 PL.

Институт геологических наук НАН Белоруссии
220141 Минск, ул. Купревича, 7
Поступила 19.02.2004

В 2002 г. в издательстве С.-Петербурского государственного университета вышел очередной выпуск многотомного издания «Диатомовые водоросли России и сопредельных стран: ископаемые и современные».

Первые руководства по диатомовому анализу в СССР были опубликованы в 1950-х годах. С тех пор накопился огромный фактический материал по современным и особенно ископаемым диатомовым водорослям. Наступил период широкого внедрения трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов в практику диатомологических исследований, что позволило провести основательную ревизию таксонов разного ранга, оценить таксономическое значение морфологических признаков и проследить их эволюцию, выявить филогенетические связи между таксонами и разработать новые критерии их классификации. Особую актуальность приобрела монографическая обработка отдельных родов, семейств и порядков на современном уровне знаний. Появились обобщающие сводки по разновозрастным морским и пресноводным диатомовым водорослям, позволившие установить закономерности исторического развития флор, отражающие глобальные изменения геологических процессов и палеоклиматов. Все это привело к необходимости подготовки и публикации новой серии выпусков по диатомовым водорослям СССР, а в дальнейшем — России и сопредельных стран.

Первый том руководства «Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные)», вышедший еще в 1974 г., включает 403 страницы и состоит из двух частей. В первой части приведены новые сведения о морфологии и тонкой структуре панциря диатомовых водорослей, учитывающие данные трансмиссионной и электронной микроскопии, изложены сведения по физиологии, размножению, биологии диатомовых и принципы систематики этой группы водорослей. Освещены методики сбора современного и ископаемого материала, технической обработки осадочных пород на диатомовый анализ, техника приготовления постоянных препаратов и оформление результатов диатомовых исследований. Особое внимание уделено роли диатомовых водорослей в процессе осадкообразования в морях и континентальных водоемах. Во второй части руководства дан детальный обзор разновозрастных мезозойских и кайнозойских диатомовых флор из различных регионов бывшего СССР. Охарактеризованы диатомовые водоросли северных морей (Баренцева, Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского), морей Дальнего Востока (Берингова, Охотского и Японского), а также Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей на юге страны и Балтийского моря на западе. Кроме того, приведена характеристика диатомовых флор многих озер, расположенных в различных географических зонах бывшего СССР.

Выпуски второго тома являются атласами-определителями. Выпуск первый («Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные)». Т. II. Вып. 1. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., 1988) содержит 116 страниц. В общей части освещены новейшие представления о структуре панциря, касающиеся строения многих его деталей не только с наружной, но и с внутренней поверхности, даны описания ряда новых, ранее неизвестных элементов панциря (двугубых выростов, выростов с опорами, замкнутых выростов и т. п.). Новые сведения приведены о поясковой зоне панциря, о шовной системе пеннатных диатомовых. При описании морфологических особенностей панциря использована современная международная терминология (Ross et al., 1979) с некоторыми изменениями и дополнениями, внесенными авторами данного выпуска. Предложена классификация диатомовых, основанная на иерархии морфологических признаков и оценке их таксономической значимости, а также учитывающая новейшие данные по биологии, экологии, биогеографии и эволюционному развитию диатомовых. В систематической части выпуска даны описания 2 порядков, 4 семейств, 15 родов и 109 видов (древних и современных) класса *Centrophyceae*, обнаруженных на территории бывшего СССР. Приведены ключи, описания таксонов высокого и видового рангов с указанием их экологии, географического и геологического распространения. Описанные таксоны иллюстрированы оригинальными микрофотографиями высокого качества, размещенными в 60 таблицах.

Следующий выпуск («Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные)». Т. II. Вып. 2. Изд-во «Наука», С.-Петербургское отд., 1992) содержит 125 страниц и 68 таблиц оригинальных микрофотографий диатомовых. В нем продолжено описание 4 порядков, 8 семейств, 19 родов и 166 древних и современных видов диатомовых класса *Centrophyceae*, встреченных на территории бывшего СССР. Даны ключи для их определения. В этом выпуске приведены диагнозы 2 новых порядков: *Pseudopodosirales* и *Aulacosirales* (Глезер и др., 1990), 2 новых семейств: *Radialiplicataceae* и *Trochosiraceae*, а также введено семейство *Paraliaceae* (Crawford, 1988).

Очередной выпуск («Диатомовые водоросли России и сопредельных стран: ископаемые и современные». Т. II. Вып. 3. Изд-во С.-Петербургского университета, 2002) включает 112 страниц и 87 таблиц оригинальных микрофотографий диатомовых. Он посвящен описанию 86 видов с ключами для их определения из 21 рода, 7 семейств и 2 порядков: *Melosirales* и *Coscinodiscales*. Проведенные дополнительные исследования и переосмысление имеющихся в литературе данных позволили выделить новое семейство *Spinosiraceae* и два входящих в него рода: *Spinosira* (Козыренко, Макарова, 1997) и *Hyalodiscopsis* (Козыренко, Ластивка, 1992). Новыми родами пополнены семейства *Stellarimaceae* и *Coscinodiscaceae*. Введено новое семейство *Ethmodiscaceae* (Round et al., 1990).

В состав редакционной коллегии тех или иных выпусков входили высококвалифицированные специалисты-диатомологи: З. И. Глезер, А. П. Жузе, И. В. Макарова (ответственный редактор выпусков 1988, 1992 и 2002 гг.), А. И. Моисеева, В. А. Николаев, А. И. Прошкина-Лавренко (ответственный редактор выпуска 1974 г.), В. С. Шешукова-Порецкая. В составлении выпусков, кроме упомянутых выше членов редколлегии, наибольшее участие принимали также ведущие диатомологи России Н. И. Стрельникова, Т. Ф. Козыренко и другие.

Все выпуски являются настольными книгами альгологов, палеоальгологов, гидробиологов, экологов широкого профиля, преподавателей, аспирантов и студентов соответствующих специальностей; используются как определители. По объему материала издание не имеет аналогов. В зарубежной литературе в настоящее время известны издания «The Diatoms. Biology and morphology of the genera», охватывающие новейшие данные по диатомовым водорослям на родовом уровне, а также серия «Süßwasserflora von Mitteleuropa» (Bd 2) (Krammer, Lange-Bertalot, 1986—1991), содержащая сведения о пресноводных диатомовых, есть монографии по отдельным родам пеннатных диатомей, в которых отсутствуют данные о диатомовых бывшего СССР. Третий выпуск «Диатомовые водоросли России и сопредельных стран: ископаемые и современные» был подготовлен при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Издание последующих выпусков по современным и ископаемым диатомовым водорослям России и сопредельных стран целесообразно продолжить в ближайшее время.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глезер З. И., Моисеева А. И., Макарова И. В. Новые таксоны класса *Centrophyceae* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 544—549.

Козыренко Т. Ф., Ластивка Т. И. Новый род *Hyalodiscopsis* Kozyr. et Lastivka (*Centrophyceae, Bacillariophyta*) // Альгология. 1992. Т. 2. № 1. С. 80—82.

Козыренко Т. Ф., Макарова И. В. Новые таксоны центрических диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 114—118.

Crawford R. M. A reconsideration of *Melosira arenaria* and *M. teres*; resulting in a proposed new genus *Ellerbeckia* / Algae and the aquatic environment. Bristol, 1988. P. 413—433.

Ross R., Cox E. J., Karayeva N. I. et al. An emended terminology for the siliceous components of the diatom cell / Beih. Nova Hedwigia. 1979. H. 64. S. 513—533.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The Diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge, 1990. 747 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Herausgegeben von H. Ettl, J. Gerloff, H. Ileynig, D. Mollenhauer. Bd 2. Teil. 1. 1986. 876 p. Teil 2. 1988. 596 p. Teil 3. 1991. 576 p. Teil 4. 1991. 437 p.

УДК 016 : 58 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© Б. М. Миркин,[1] Л. Г. Наумова[2]

Д. С. ДЗЫБОВ, Н. Г. ЛАПЕНКО. ЗОНАЛЬНЫЕ И ВТОРИЧНЫЕ БОРОДАЧЕВЫЕ СТЕПИ СТАВРОПОЛЬЯ. СТАВРОПОЛЬ: ГУП СК «СТАВРОПОЛЬСКАЯ КРАЕВАЯ ТИПОГРАФИЯ», 2003. 224 С.

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. *D. S. DZIBOV, N. G. LAPENKO.* THE ZONAL AND SECONDARY BLUESTEM STEPPES OF THE STAVROPOLIE. 2003. 224 P.

[1] Башкирский государственный университет
450054 Уфа, ул. Фрунзе, 32
E-mail: geobot@bashnet.ru
[2] Башкирский государственный педагогический университет
450000 Уфа, ул. Октябрьской Революции, 3а
Поступила 09.01.2004

Итогом резкого усиления влияния антропогенного пресса на растительность является ее синантропизация, т. е. массовое расселение видов, связанных с деятельностью человека, и формирование специфических сообществ с их участием или даже доминированием. Как известно, есть два основных варианта синантропизации — на основе заносных видов и за счет видов местной флоры, которые оказались преадаптированными к резкому усилению влияния человека. В рецензируемой работе описана синантропизация растительности второго рода за счет массового расселения бородача кровоостанавливающего (*Bothriochloa ischaemum*). «До поры до времени» этот вид занимал локальные местообитания с естественными нарушениями, такими как отложения гальки вдоль русел горных рек (Шифферс, 1953[1]). Однако в XX в. бородач массово расселился по нарушенным человеком местообитаниям, в первую очередь в результате неконтролируемого выпаса, и сформировал на большой площади практически монодоминантные сообщества с включением в их состав видов местной степной флоры. Этот феномен формирования бородачевых степей является ярким примером динамики растительности масштаба антропогенной эволюции (Миркин и др., 2001). Его исследование представляет бесспорный интерес для теории и практики.

В главе 1 «Природные условия» указывается на значительное разнообразие исследованного региона по природным условиям, что обусловлено широтной зональностью, вертикальной поясностью и барьерной ролью Кавказа, который препятствует проникновению на Ставрополье теплых воздушных масс из Закавказья и, напротив, способствует задержке у подножия гор холодных воздушных масс, приходящих с севера. Количество осадков меняется с юга на север и с запада на восток от 350 до 800 мм в год.

На основе параметров гидротермического коэффициента (сумма осадков за период с температурами от 10° и выше, отнесенная к сумме температур за этот период) на территории Ставрополья выделяются 7 почвенно-растительных зон: полупустыни и сухие степи, равнинная степная, степная засушливая, степная неустойчиво-влажная, лугово-степная умеренно-влажная, предгорная влажная, горная избыточно-влажная. Почвы меняются соответственно от светло-каштановых до выщелоченных черноземов и горных неполноразвитых.

«Бородачевые степи распространены на всех типах и подтипах почв, однако, судя по обширности ареала и жизненности доминирующего злака, можно заключить, что оптимум эдафических условий для него складывается на эродированных, легких супесчаных, песчаных, скелетных почвах Предкавказья» (с. 16—17). При общей характеристике растительного покрова авторы подчеркивают, что он обусловлен не только климатом и рельефом, но и антропогенным фактором.

В главе 2 «Методологические и методические основы изучения первичных (зональных) и вторичных бородачевых степей» использованы «классические (традиционные в геоботанике)» и «общепринятые» методы, а также «некоторые новые методы, разработанные на ставропольском материале Д. С. Дзыбовым»: маршрутные, полустационарные, стационарные, камеральные и экспериментальные. Для каждого варианта зональных и бородачевых степей выполнены полные геоботанические описания на площадках 100 м^2 с использованием шкалы Друде. На основе геоботанических описаний выявлены наиболее постоянные естественные и синантропные виды, построены спектры жизненных форм и экологических групп.

Кроме того, при выполнении геоботанических описаний изучались флористическая насыщенность и равномерность распределения видов на сериях из 20 субплощадок по 0.25 м^2. Продуктивность учитывалась на площадках 0.5 м^2 в шестикратной повторности в течение 4 лет. Определялось также истинное покрытие и исследовалась вертикальная структура травостоя, а также корневые системы растений в слоях 0—10 и 10—20 см. Проводилось микрокартирование растительности на площадках 0.5 м^2 и оценивались условия местообитаний по Л. Г. Раменскому. Статистическая обработка данных была выполнена по Б. А. Доспехову (1973).

---

[1] Работы, цитированные в книге, в список литературы к рецензии не включены.

С использованием этих методов авторы собрали очень большой исходный материал, однако при его обработке и осмыслении полученных результатов они, к сожалению, отмежевались от всего того, что появилось в арсенале теории и методов геоботаники и экологии за последние 20—30 лет. Они прошли мимо концепции эколого-ценотических стратегий Раменского—Грайма, популяционных исследований, градиентного анализа зональных изменений растительности и сукцессий, методов эколого-флористической классификации и т. д.

Авторы формально приводят значения средних, их ошибки и коэффициенты вариаций и не оценивают достоверности средних. Они не использовали и дисперсионный анализ влияния зонального фактора на параметры растительности, который буквально «просится» для обработки собранных ими данных.

В главе 3 «Зональные типы степей» описан естественный фон, на котором сформировались бородачевые степи. Он включает 4 варианта степей: сухие, разнотравно-дерновиннозлаковые, луговые, горные и экотон степи и пустыни (полупустыни). Вновь подчеркивается, что значительная часть естественной растительности нарушена выпасом, который особенно пагубно сказался на сообществах полупустынь, в настоящее время трансформированных «в пасквально-бурьянистые или однолетниково-сорные группировки».

При характеристике всех «зональных» типов сообществ авторы приводят списки наиболее часто встречаемых естественных и синантропных видов. Безусловно, ценными являются данные о спектрах жизненных форм и экологических групп, о распределении видов по типам корневых систем и распределении массы корневых систем по вертикальному профилю, о динамике биологического урожая за 4 года, включая учет доли ветоши.

В заключающем разделе 3-й главы «Общая экологическая оценка травяных экосистем» приводятся результаты оценки изученных зональных сообществ с использованием шкал Раменского: хорошо прослеживается влияние гидротермического коэффициента, значение ступеней увлажнения меняется от 18—30 (полупустыня) до 47—52 (луговые степи, горные степи). Кроме того, закономерности зональных изменений степной растительности иллюстрируются профилем длиной 600 км, который пересекает все 7 почвенно-климатических зон. Однако авторы не обобщили результатов более репрезентативной характеристики зональных вариантов степей, которые приведены в первых 5 разделах этой главы. Книге, очевидно, не хватает обобщающей таблицы, в которой были бы сопоставлены все изученные параметры степных сообществ (видовое богатство, доля видов разных жизненных форм и экологических групп, биологическая продукция, масса корневых систем и т. д.).

Глава 4 «Бородачевые степи» — центральная и самая интересная в монографии. Она открывается описанием биологии, экологии и фитосоциологии бородача, вслед за которым следует характеристика факторов трансформации зональных сообществ в бородачевые степи. Судя по данным авторов, бородач представляет вторичный тип стратегии, в котором одинаково представлены эксплерентность (высокая семенная продуктивность, анемохория) и виолентность (высокая конкурентная способность, позволяющая виду формировать монодоминантные сообщества и блокировать процесс восстановительной сукцессии в зональный тип в соответствии с моделью ингибирования (Connell, Slatyer, 1977). Кроме того, бородач одновременно проявляет и свойство патиентности (устойчивости к засухе, бедности почвы и сильному выпасу). Несмотря на широкий экологический диапазон, охватывающий весь спектр сообществ (от полупустынных до луговых степей), условия фитоценотического оптимума бородач находит в зоне сухих степей.

По флористическому богатству сообщества с доминированием бородача достаточно четко дифференцируются на 2 группы, представляющие первые стадии восстановительной сукцессии и заключительные стадии пастбищной дигрессии, причем первые сообщества беднее видами, чем вторые. В таблице 24 приведен список 67 сообществ, отнесенных к «ассоциациям» по доминантам. Список содоминантов бородача достаточно обширен и разнообразен, что также свидетельствует о его широкой экологической амплитуде. В их числе преобладают степные виды (*Festuca valesiaca*, *F. rupicola*, *Stipa capillata*, *S. pulcherrima*, *S. lessingiana*, *Cleistogenes bulgarica*, *Thymus marschallianus*, *Koeleria cristata*, *Artemisia austriaca*, *Achillea nobilis* и др.), но есть и виды, тяготеющие к лугам (*Festuca pratensis*, *Poa angustifolia*, *Elytrigia repens*, *Lotus caucasicus*, *Cynodon dactylon*, *Filipendula vulgaris* и др.). Среднее видовое богатство сообществ с бородачем в полупустынях составляет 43, а в сухих степях — 33 вида на 100 м^2. Контрольные «зональные целины» имеют видовое богатство — соответственно 47 и 51 вид.

В таблицах 33—35 приведены исходные данные о встречаемости видов на площадках 0.25 м^2 в трех сообществах и величины встречаемости в процентах. Полагаем, что в приведении этих аналитических данных не было необходимости. Содержание выиграло бы, если бы данные о встречаемости видов в трех изученных сообществах в процентах были сведены в одну таблицу с тремя колонками, а порядок видов в таблице соответствовал принципу диагонализации. Авторы, к слову, повсеместно используют алфавитный порядок видов, что снижает информативность таблиц и затрудняет их восприятие.

В высшей степени интересны данные таблицы 36 «Биоразнообразие бородачевых степей Ставрополья». Различия в числе видов зональных сообществ и бородачевых степей при улучшении условий увлажнения от полупустынь к луговым степям возрастают в ряду: 4—18—10—19. Достаточно богатый видовой состав бородачевых степей позволил авторам сделать весьма важный вывод для оценки их экологической роли: бородачевые степи являются ценными носителями генофонда видов местной флоры, защищают почву от эрозии, представляют собой вполне удовлетворительные пастбища. Урожайность бородачевых пастбищ в среднем превышает 30 ц/га сухого вещества, которое в 1 ц содержит 45 кормовых единиц и 4.6 кг протеина.

Стационарные наблюдения за флюктуациями видового состава бородачевых сообществ в зоне разнотравно-дерновиннозлаковых степей позволили за 4 года зарегистрировать 99 видов при флюктуациях ежегодно выявляемого видового состава от 44 до 69 видов. Эти данные показывают, что в силу эксплерентной природы бородача в его сообществах складывается достаточно «либеральный» фитоценотический режим, позволяющий сообитать с ним многим видам ценных кормовых и лекарственных трав и даже редкому виду *Paeonia tenuifolia*.

Анализ условий местообитаний сообществ бородача по шкалам Раменского показал, что по сравнению с зональными типами степей произошло выравнивание условий увлажнения. Авторы пишут «об определяющем значении фактора дополнительной гидросубсидии экотопов», что сомнительно. Видимо, состав сообществ обеднился за счет вытеснения луговых видов, которые заходили в зональные степные сообщества у краев своих экологических ареалов, что и сказалось на оценках увлажнения по шкалам Раменского.

В главе 5 «Хозяйственно-значимые виды растений естественных пастбищ и сенокосов» приведены данные о 26 ценных кормовых видах, а также о 18 видах вредных и балластных растений пастбищ и мерах по снижению их обилия.

В главе 6 «Экологическая реставрация разрушенных степей и других „бросовых" земель ускоренным методом» описан опыт создания агростепей, т. е. искусственных сообществ, созданных путем высева сено-семенных смесей, заготовленных в эталонных степных сообществах. Этот оригинальный метод резкого ускорения восстановительных сукцессий, автором которого является Д. С. Дзыбов, в настоящее время уже зарекомендовал себя как эффективный и нашел сторонников в ряде регионов России. Весьма интересен опыт создания комбинированных агростепей путем включения в посевной материал ценных кормовых, лекарственных, медоносных и даже редких видов растений.

Укажем на ряд замечаний терминологического порядка. Не следует называть экологические группы экобиоморфами, солевыносливые виды солелюбивыми, использовать понятия «популяция» и «ценопопуляция» как синонимы вида (ценопопуляция не может иметь широкий ареал, охватывающий многие сообщества). Книге вредит непоследовательность авторов в использовании латинских названий растений, которые приводятся только в части таблиц. Правда, наличие в книге общего списка «Русских и латинских названий растений, встречающихся в тексте» позволяет читателю преодолеть этот недостаток. Книга плохо отредактирована, в тексте есть досадные искажения терминов (так, туссоки названы тусовками!).

Несмотря на указанные недостатки, книга ставропольских авторов должна получить положительную оценку, это бесспорный вклад в воссоздание картины антропогенных изменений растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности. М., 2001. 264 с.

Connell J. H., Slatyer R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Am. Nature. 1977. Vol. 3. N 982. P. 1119—1144.

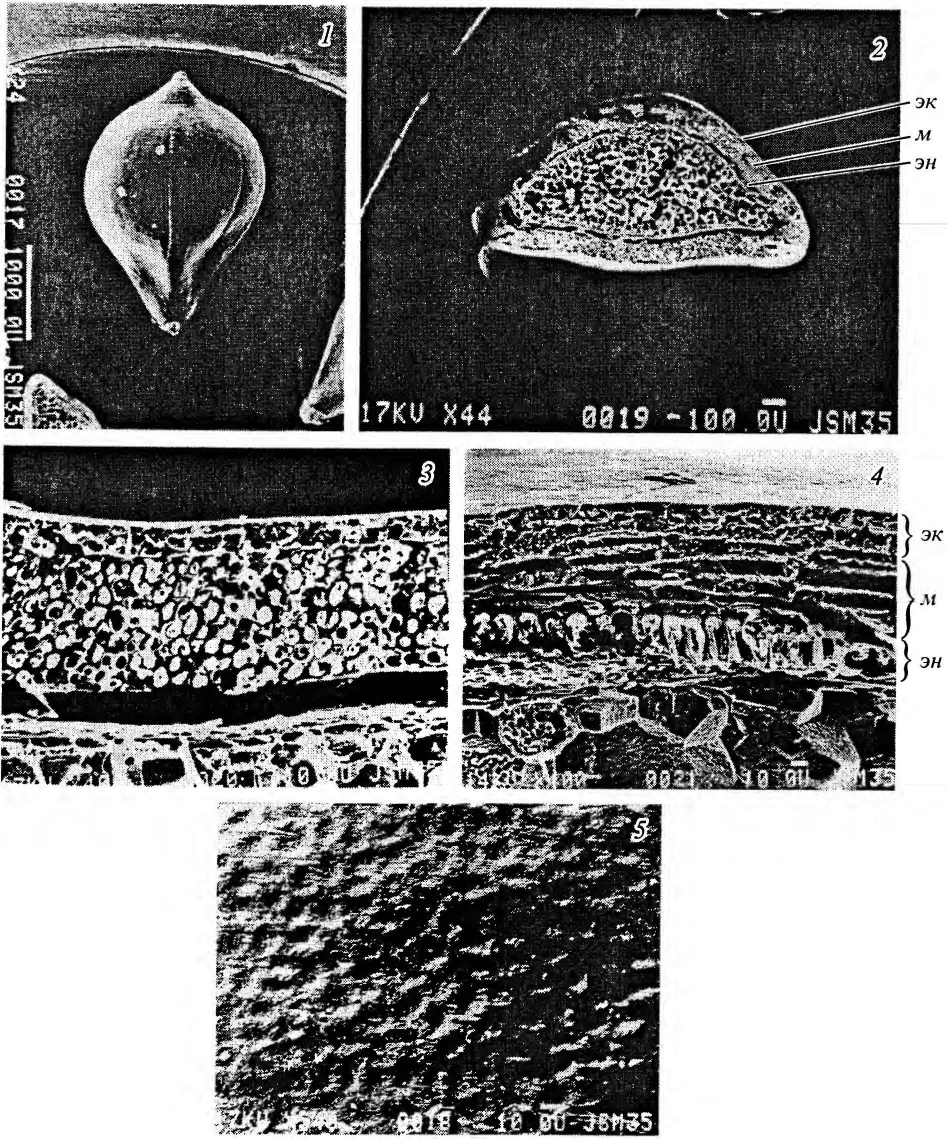


Таблица I. *Bolboschoenus glaucus.*

1 — плод с абаксиальной стороны, *2* — поперечный срез плода, *3* — поперечный срез перикарпия, *4* — продольный срез перикарпия, *5* — поверхность плода. *м* — мезокарпий, *эк* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий. Масштабные линейки: *1* — 1 мм, *2* — 100 мкм, *3*—*5* — 10 мкм.

К с. 1234

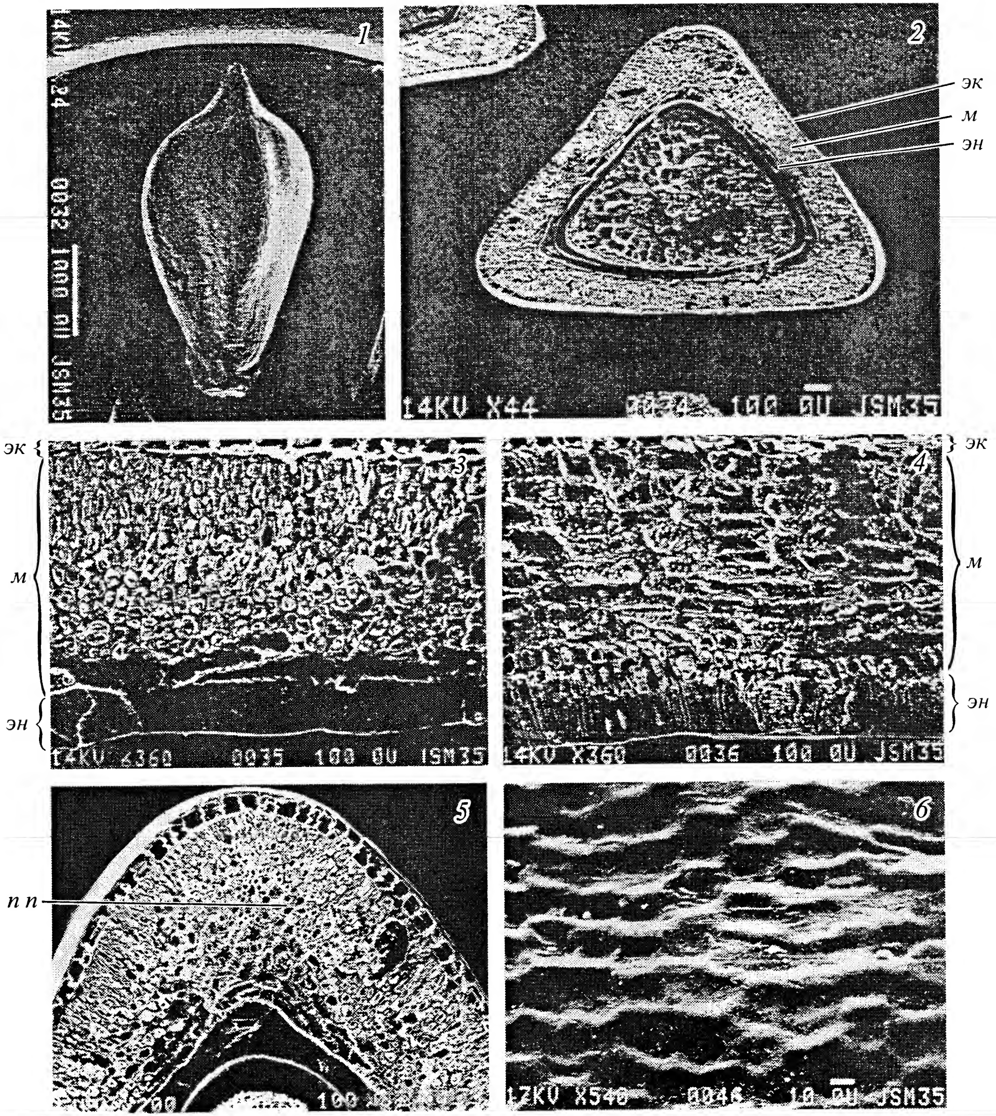

1
14KV X24 0032 1000 0U JSM35
2
эк
м
эн
14KV X44 0034 100 0U JSM35
3
эк
м
эн
14KV X360 0035 100 0U JSM35
4
эк
м
эн
14KV X360 0036 100 0U JSM35
5
п п
100
6
17KV X540 0046 10 0U JSM35

Таблица II. *Bolboschoenus yagara.*

1 — плод с абаксиальной стороны, *2* — поперечный срез плода, *3* — поперечный срез перикарпия, *4* — продольный срез перикарпия, *5* — поперечный срез перикарпия в области угла плода, *6* — поверхность плода. *п п* — проводящий пучок, остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабные линейки: *1* — 1 мм, *2*—*5* — 100 мкм, *6* — 10 мкм.

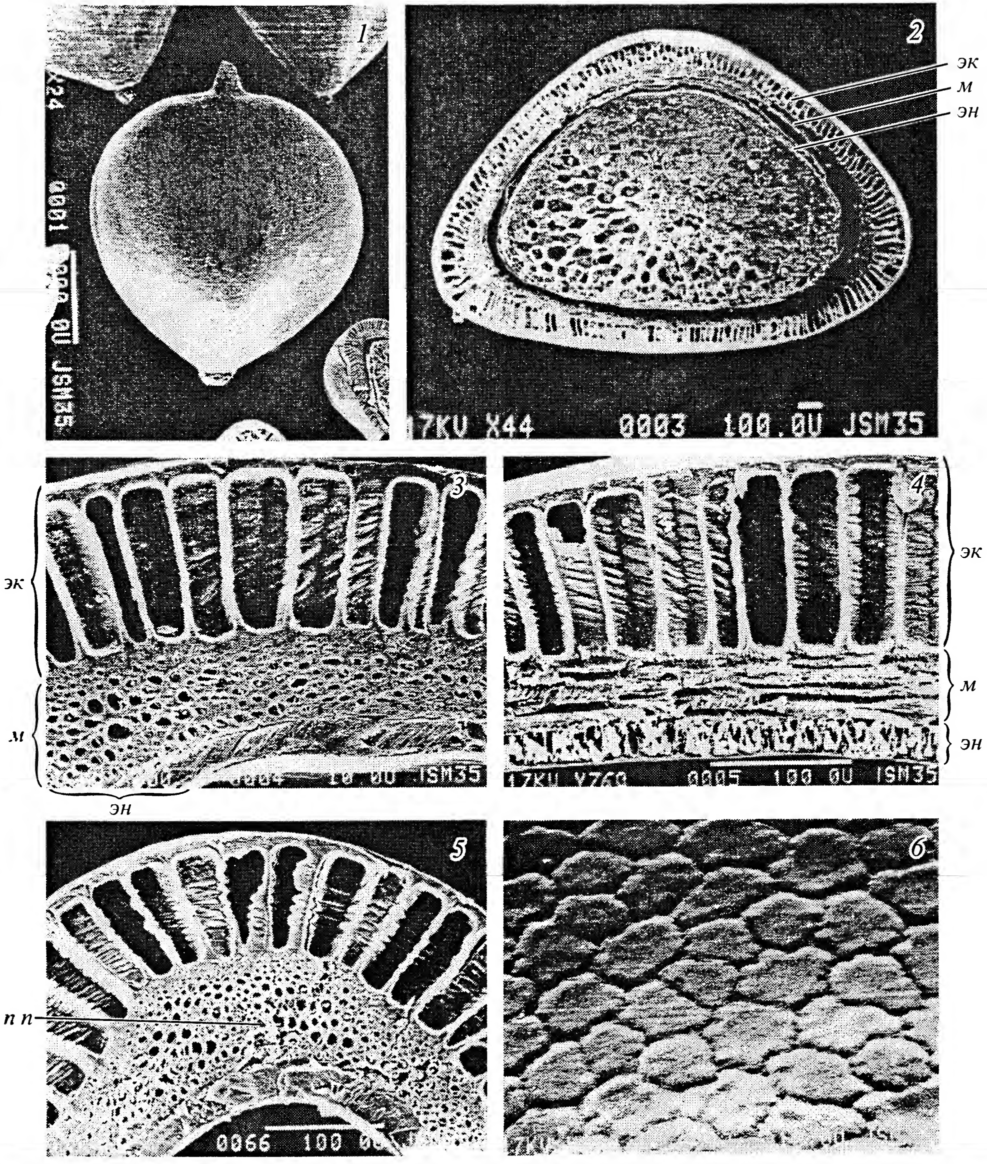


Таблица III. *Bolboschoenus maritimus*.

1 — плод с абаксиальной стороны, *2* — поперечный срез плода, *3* — поперечный срез перикарпия, *4* — продольный срез перикарпия, *5* — поперечный срез перикарпия в области угла плода, *6* — поверхность плода. Обозначения те же, что и в табл. I, II. Масштабные линейки: *1* — 1 мм, *2*, *4*, *5* — 100 мкм, *3*, *6* — 10 мкм.

К с. 1235

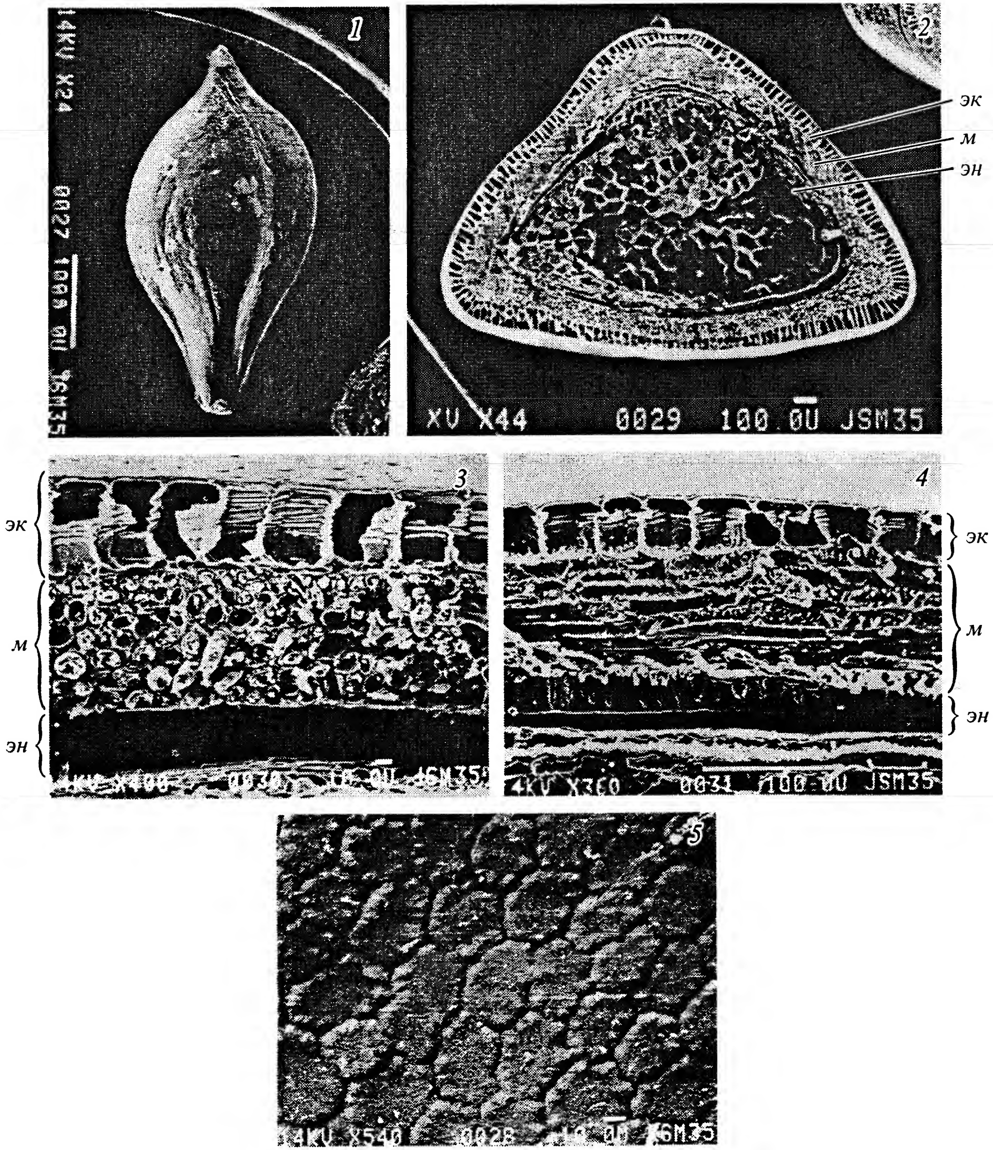

1
14KV X24 0027 1000 0U 16M35
2
эк
м
эн
XV X44 0029 100.0U JSM35
3
эк
м
эн
4KV X400 0030 10.0U 16M35
4
эк
м
эн
4KV X300 0031 100.0U JSM35
5
4KV X540 0028 10.0U 16M35

Таблица IV. *Bolboschoenus schmidii*.

1 — плод с абаксиальной стороны, *2* — поперечный срез плода, *3* — поперечный срез перикарпия, *4* — продольный срез перикарпия, *5* — поверхность плода. Обозначения те же, что и в табл. I. Масштабные линейки: *1* — 1 мкм, *2*, *4* — 100 мкм, *3*, *5* — 10 мкм.

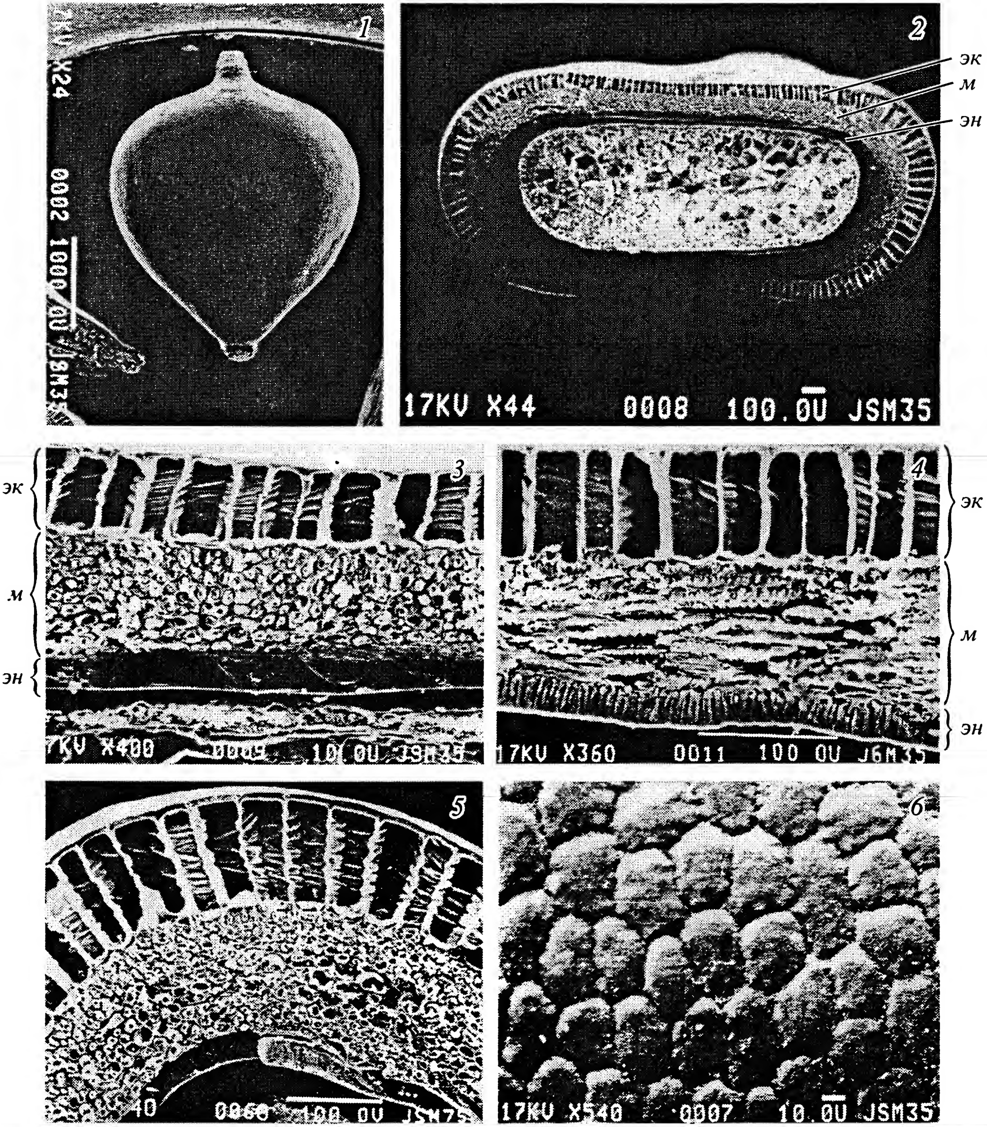

1
X24
0002
1000.0U
JSM35
2
эк
м
эн
17KV X44 0008 100.0U JSM35
3
эк
м
эн
7KV X400 0009 10.0U JSM35
4
эк
м
эн
17KV X360 0011 100 0U JSM35
5
40 0060 100.0U JSM75
6
17KV X540 0007 10.0U JSM35

Таблица V. *Bolboschoenus planiculmis.*

1 — плод с абаксиальной стороны, *2* — поперечный срез плода, *3* — поперечный срез перикарпия, *4* — продольный срез перикарпия, *5* — поперечный срез перикарпия в области угла плода, *6* — поверхность плода. Обозначения те же, что и в табл. I. Масштабные линейки: *1* — 1 мм, *2*, *4*, *5* — 100 мкм, *3*, *6* — 10 мкм.

К с. 1238

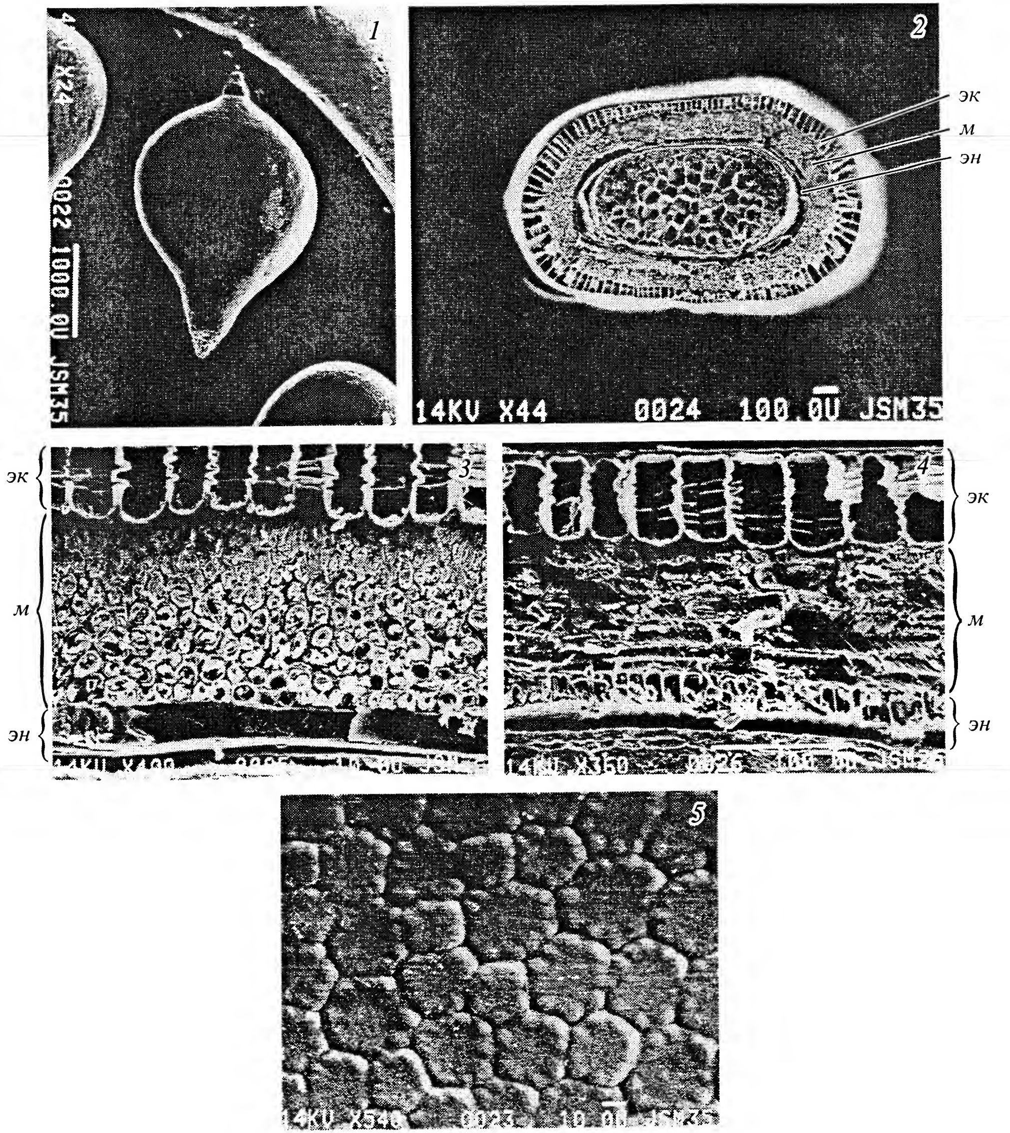

1
X24
0022 1000.0U JSM35
2
эк
м
эн
14KU X44 0024 100.0U JSM35
3
эк
м
эн
14KU X100
4
эк
м
эн
14KU X350 0026 100.0U JSM35
5
14KU X540 0023 10.0U JSM35

Таблица VI. *Bolboschoenus affinis*.

1 — плод с абаксиальной стороны, *2* — поперечный срез плода, *3* — поперечный срез перикарпия, *4* — продольный срез перикарпия, *5* — поверхность плода. Обозначения те же, что и в табл. I. Масштабные линейки: *1* — 1 мм, *2*, *4* — 100 мкм, *3*, *5* — 10 мкм.

К с. 1238

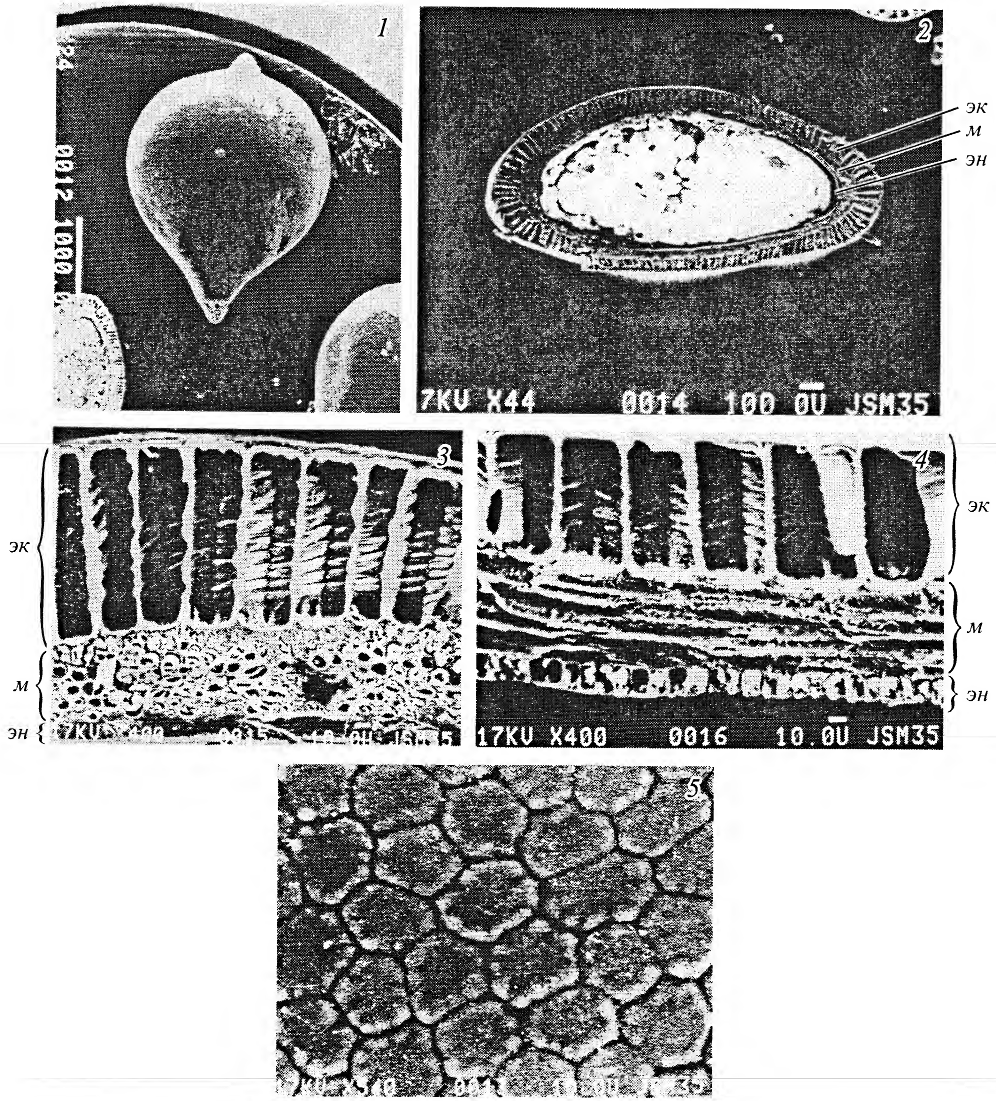


Таблица VII. *Bolboschoenus popovii.*

1 — плод с абаксиальной стороны, *2* — поперечный срез плода, *3* — поперечный срез перикарпия, *4* — продольный срез перикарпия, *5* — поверхность плода. Обозначения те же, что и в табл. I. Масштабные линейки: *1* — 1 мм, *2* — 100 мкм, *3* — *5* — 10 мкм.

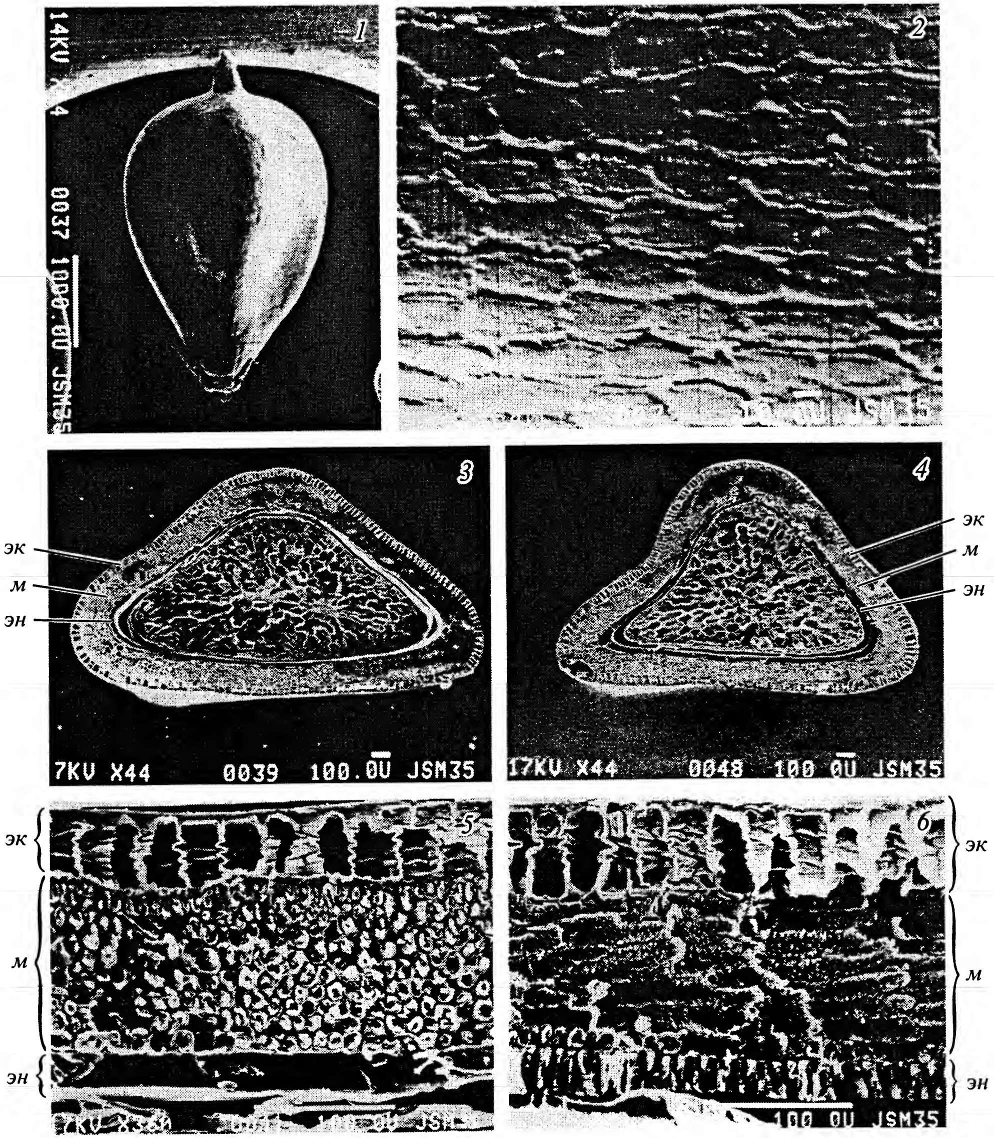


Таблица VIII. *Bolboschoenus laticarpus*.

1 — плод с абаксиальной стороны; *2* — поверхность плода; *3*, *4* — поперечные срезы плодов; *5* — поперечный срез перикарпия; *6* — продольный срез перикарпия. Обозначения те же, что и в табл. I. Масштабные линейки: *1* — 1 мм, *2* — 10 мкм, *4*—*6* — 100 мкм, *6* — 10 мкм.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 8)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Ophioiris (Y. T. Zhao) Rodionenko **comb. et stat. nov.** 1358
Ophioiris anquifuga (Y. T. Zhao et X. J. Xue) Rodionenko **comb. nov.** . . . 1358

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2004. VOL. 89. N 8)

Page

Tatanov I. V. The comparative carpology of *Bolboschoenus* species (*Cyperaceae*) in the context of the genus taxonomy 1225
Vasilevich V. I. Spruce-hardwood forests in the north-western European Russia 1249

COMMUNICATIONS

Okhapkin A. G., Vodeneeva E. L., Julova G. A. The phytoplankton of water bodies of «Kerzhensky» Nature Reserve (Nizhny Novgorod Region) 1264
Malysheva N. V. The lichens of Pskov. 2. Distribution of epiphytic lichens 1276
Bakalin V. A., Taran G. S. The genus *Riccia* (*Hepaticae*) in Siberia and the East Kazakhstan 1283
Pautov A. A., Melnikova A. N., Krylova E. G. The structure of leaf and phyllode in *Acacia melanoxylon* (*Fabaceae*) 1294
Smagin V. A. Rich fen vegetation of the taiga zone of the European Russia and its syntaxonomy 1302
Liksakova N. S. The boreal deciduous forests of Chudovo District of Novgorod Region 1319
Bobrov Yu. A. On the early stages of ontogenesis of European *Pyrolaceae* species . . . 1342
Ishmuratova M. Yu., Mangazbaeva G. Z. The flowering and fruiting of *Artemisia glabella* (*Asteraceae*) 1350

SYSTEMATIS REVIEWS AND NEW TAXA

Rodionenko G. I. *Ophioiris*, a new genus of the family *Iridaceae* 1359

FLORISTIC RECORDS

Urbanavichus G. P., Urbanavichene I. N. *Rhizocarpon furfurosum* (*Rhizocarpaceae*, *Ascomycota*), a lichen species new to Russia 1362
Potemkin A. D. First data on the liverworts (*Hepaticae*) of Island of Oktyabr'skoy Revolyutsii (Severnaya Zemlya Archipelago) 1365
Polyakova T. A. On the records of two rare species of *Spiraea* (*Rosaceae*) in the Russian Far East 1370

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Terekhina N. V., Korchagina I. A., Safronova I. N., Denisenkov V. P., Banar S. A. Margarita Dmitrievna Ufimtseva (to the 75th anniversary) 1373

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Khursevich G. K. (*A review*). The diatoms of Russia and adjacent states. Fossil and recent. Vol. II. Issue 3. St. Petersburg University Press. 2002. 112 p. 87 pl. 1379
Mirkin B. M., Naumova L. G. *D. S. Dzibov, N. G. Lapenko*. The zonal and secondary Bluestem steppes of the Stavropolie. 2003. 224 p. 1381
Index of new plant names 1386

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 8)

Стр.

Татанов И. В. Сравнительная карпология видов *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) в связи с систематикой рода 1225
Василевич В. И. Елово-широколиственные леса Северо-Запада Европейской России 1249

СООБЩЕНИЯ

Охапкин А. Г., Воденеева Е. Л., Юлова Г. А. Фитопланктон водоемов заповедника «Керженский» (Нижегородская область) 1264
Малышева Н. В. Лишайники города Пскова. 2. Распределение эпифитных лишайников 1276
Бакалин В. А., Таран Г. С. Род *Riccia* (*Hepaticae*) в Сибири и Восточном Казахстане 1283
Паутов А. А., Мельникова А. Н., Крылова Е. Г. Строение листа и филлодия у *Acacia melanoxylon* (*Fabaceae*) 1294
Смагин В. А. Травяная и травяно-моховая растительность евтрофных болот таежной зоны Европейской России и ее синтаксономия 1302
Ликсакова Н. С. Мелколиственные леса Чудовского района Новгородской области 1319
Бобров Ю. А. О ранних стадиях развития особей европейских видов семейства *Pyrolaceae* 1342
Ишмуратова М. Ю., Мангазбаева Г. З. Цветение и плодоношение *Artemisia glabella* (*Asteraceae*) 1351

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Родионенко Г. И. *Ophioiris* — новый род семейства *Iridaceae* 1359

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. *Rhizocarpon furfurosum* (*Rhizocarpaceae*, *Ascomycota*) — новый вид лишайника для России 1362
Потемкин А. Д. Первые данные о печеночниках (*Hepaticae*) острова Октябрьской Революции (архипелаг Северная Земля) 1365
Полякова Т. А. О находках двух редких видов *Spiraea* (*Rosaceae*) на Дальнем Востоке России 1370

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Терёхина Н. В., Корчагина И. А., Сафронова И. Н., Денисенков В. П., Банарь С. А. Маргарита Дмитриевна Уфимцева (к 75-летию со дня рождения) 1373

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Хурсевич Г. К. (*Рецензия*). Диатомовые водоросли России и сопредельных стран: ископаемые и современные. Т. II. Вып. 3. Изд-во С.-Петербургского ун-та. 2002. 112 с. 87 табл. 1379
Миркин Б. М., Наумова Л. Г. *Д. С. Дзыбов*, *Н. Г. Лапенко*. Зональные и вторичные бородачевые степи Ставрополья. Ставрополь: ГУП СК «Ставропольская краевая типография», 2003. 224 с. 1381
Указатель новых названий растений 1386

К СВЕДЕНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ!

Научный совет РАН по проблемам леса, Сибирское отделение Российской академии наук, Комитет по науке и высшему образованию администрации Красноярского края, Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Главное управление природных ресурсов и охраны окружающей среды МПР России по Красноярскому краю проводят Всероссийскую конференцию, посвященную 60-летию Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, **«СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ДИНАМИКА ЛЕСОВ»**. Конференция будет проходить 1—3 сентября 2004 г. в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск.

НАУЧНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ КОНФЕРЕНЦИИ

1. Леса России: состояние и проблемы устойчивого лесопользования.
2. Биосферная роль и экологические функции лесов.
3. Природная и антропогенная динамика лесных экосистем.

КОНФЕРЕНЦИЯ ПРЕДУСМАТРИВАЕТ:

1. Пленарные и секционные доклады.
2. Стендовые доклады.
3. Стендовую сессию для молодых ученых.

КОНТАКТНАЯ ИНФОРМАЦИЯ:

Данилин Игорь Михайлович — секретарь оргкомитета. Тел.: (391-2) 494-635; Факс: (391-2) 433-686; imdanilin@hotmail.com

Михайлова Ирина Анатольевна — помощник секретаря оргкомитета. Тел.: (391-2) 494-667; Факс: (391-2) 433-686; irina@ksc.krasn.ru

Оргкомитет информирует о проведении с 21 по 23 сентября 2004 г. в г. Владикавказе 5-й Международной конференции «Устойчивое развитие горных территорий: проблемы и перспективы интеграции науки и образования».

Работа конференции будет проходить по следующим направлениям:

1. Социально-экономические и общественно-политические аспекты управления развитием горных территорий.
2. Принципы интеграции науки и образования при решении проблем горных территорий.
3. Научно-методические основы высшего и среднего профессионального образования как важный фактор восстановления и развития горных регионов.
4. Экологическая безопасность и сохранение горных территорий.
5. Демографические и медико-биологические проблемы горных регионов.
6. Экологизация сельскохозяйственного производства горных территорий.
7. Развитие туризма и рекреации горных территорий.
8. Новые информационные технологии в науке и образовании.

АДРЕС ОРГКОМИТЕТА:

Россия, 362021, Республика Северная Осетия — Алания, г. Владикавказ, ул. Николаева, 44, СКГМИ (ГТУ)
Секретарь Оргкомитета проф. Кондратьев Ю. И.
Тел. (8672) 74-51-39, 74-92-13
Факс: (8672) 74-99-45
E-mail: conf@skgtu.ru
http://www.skgtu.ru/mountain2004

IX МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ

«ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ, РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ РЕСУРСОВ БЕЛОГО МОРЯ»

3—6 октября 2004 г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия

Организационный комитет сообщает, что с 3 по 6 октября 2004 г. в Институте биологии Карельского научного центра РАН состоится **IX Международная конференция «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря»** и приглашает Вас принять участие в ее работе.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАБОТЫ КОНФЕРЕНЦИИ

1. Климат и океанография.
2. Структура, функционирование и продуктивность экосистемы Белого моря.
3. Оценка состояния и тенденции изменения биологических ресурсов.
4. Марикультура.
5. Экологическая безопасность и охрана экосистемы Белого моря.
6. Социально-экономические аспекты развития Беломорья.

АДРЕС ОРГКОМИТЕТА:

Институт биологии КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, 11, 185610 Петрозаводск, Россия
Тел.: +7 (814 2) 783622 (Харькина Татьяна Геннадьевна)
Факс: +7 (814 2) 769810
E-mail: Wsea04@bio.krc.karelia.ru
Web-site: http://www.krc.karelia.ru/conference/

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ

О КОНКУРСЕ НА СОИСКАНИЕ ПРЕМИИ ИМЕНИ В. Л. КОМАРОВА В 2005 ГОДУ

Российская академия наук объявляет конкурс на соискание премии имени В. Л. Комарова за лучшие работы в области ботаники, систематики, анатомии и морфологии растений, ботанической географии и палеоботаники.

Срок представления работ — **до 13 июля 2005 года.**

Премия присуждается за отдельные лучшие научные работы, а также серии научных работ по единой тематике. Могут быть представлены работы, как правило, отдельных авторов. При представлении коллективных работ выдвигаются лишь ведущие авторы, причем не более трех человек. Права на выдвижение кандидатов на премию предоставляются:

а) академикам и членам-корреспондентам Российской академии наук;

б) научным учреждениям, высшим учебным заведениям;

в) научным советам Российской академии наук и других ведомств по важнейшим проблемам науки;

г) научным обществам.

Организации или отдельные лица, выдвинувшие кандидата на соискание премии, обязаны не позднее чем за 3 месяца до даты присуждения премии (а лучше раньше!) представить в Российскую академию наук (117901 ГСП, Москва В-71, Ленинский проспект, 14) с надписью «На соискание премии имени В. Л. Комарова»:

а) мотивированное представление, включающее в себя научную характеристику работы, ее значение для науки и народного хозяйства;

б) опубликованную работу (или серию работ) в 3 экземплярах;

в) сведения об авторе (перечень основных научных работ, место работы и занимаемая должность, домашний адрес).

Работы, ранее удостоенные государственных премий, а также именных государственных премий, на соискание премии имени В. Л. Комарова не принимаются.

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 8. 1225—1392.